

30340

F400 - BOU - D

THESE de DOCTORAT D'ETAT
ès Sciences Naturelles

présentée

à l'Université Pierre et Marie Curie - Paris VI

par JEAN BOUCHER

pour obtenir le grade de Docteur ès Sciences

DETERMINISME ET DYNAMIQUE DE LA
REPARTITION SPATIALE DES POPULATIONS
DE COPEPODES
DES ZONES DE RESURGENCES COTIERES
NORD-EST ATLANTIQUES
ET DU FRONT LIGURO-PROVENCAL.

IFREMER Bibliothèque de BREST



OEL10825

soutenue le 22 Juin 1987 devant le jury composé de :

Messieurs P. BOUGIS
L. LAUBIER
H.J. MINAS
P. NIVAL
A. TOULMOND
J.P. TROADEC

THESE de DOCTORAT D'ETAT
ès Sciences Naturelles

présentée

à l'Université Pierre et Marie Curie - Paris VI

par JEAN BOUCHER

pour obtenir le grade de Docteur ès Sciences

DETERMINISME ET DYNAMIQUE DE LA
REPARTITION SPATIALE DES POPULATIONS
DE COPEPODES
DES ZONES DE RESURGENCES COTIERES
NORD-EST ATLANTIQUES
ET DU FRONT LIGURO-PROVENCAL.

soutenu le 22 Juin 1987 devant le jury composé de :

Messieurs P. BOUGIS
L. LAUBIER
H.J. MINAS
P. NIVAL
A. TOULMOND
J.P. TROADEC

Remerciements

Alain THIRIOT m'a offert simultanément son amitié, son expérience de la communauté scientifique et du travail à la mer, les copépodes. Il a conduit mes premiers pas dans la recherche et au CNEEXO. J'attache respect et reconnaissance à sa mémoire.

Je souhaite associer dans ces remerciements tous ceux qui ont incité, autorisé, influencé, aidé la réalisation de ce travail. Les membres du jury sont des spécialistes incontestés du domaine marin. Par leur enseignement, leurs travaux, leur exemple, leurs conseils et critiques, ils ont pesé fortement sur l'orientation et les progrès de cette recherche. Elle n'a pas été menée isolément. Elle s'appuie sur d'autres disciplines, principalement l'hydrobiologie et l'hydrodynamique, mais aussi l'analyse statistique, la physiologie et la biochimie. La coopération ne se limite pas au domaine intellectuel. Collecte des données, analyse, mise en forme des manuscrits, impliquent des compétences techniques et autant de sueur que la conception. J'ai eu la chance de rencontrer et de travailler avec des spécialistes enthousiastes et compétents dans tous ces domaines. Les noms figurent sur les pages de ce manuscrit. Les bons moments et les moins bons, les réussites et les échecs sont, j'en suis sûr, ancrés dans leur mémoire comme dans la mienne. A tous, je dois les leçons.

S O M M A I R E

<u>INTRODUCTION</u>	15
Nature du problème	19
La démarche	21
<u>1 - ASPECTS PHYSIOLOGIQUES : LES INDICES ENZYMATIQUES</u>	25
1.1 - Principales sources de variations	27
1.2 - Signification biologique des variations des indices	34
1.3 - Enseignements et questions sur la structure des éco- systèmes analysés	36
1.4 - Discussion en guise de conclusion	40
<u>2 - REPARTITION SPATIALE DES POPULATIONS DE COPEPODES EN ZONES DE RESURGENCE CÔTIÈRE</u>	43
2.1 - Résurgences côtières Nord-Ouest Africaines	45
<u>2.1.1 - Zone mauritanienne, campagne "GIBRALTAR"</u>	45
- Zonation horizontale	45
- Variations circadiennes	48
- Variabilité journalière	51
<u>2.1.2 - Zone marocaine, campagne "CINECA IV"</u>	53
- Zonation horizontale	53
- Variations circadiennes	55
<u>2.1.3 - Zonation des populations et maintien de la localisation spatiale</u>	56
- Caractéristiques spatio-temporelles de la répartition	57
- Comportements permettant le maintien de la localisation	62
- Résumé - Conclusions	64
2.2 - Résurgence côtière portugaise	66
<u>2.2.1 - Matériel et méthodes</u>	66

<u>2.2.2 - Résultats</u>	70
- Hydrologie	70
- Caractéristiques faunistiques	72
- Distribution spatiale des populations et variations temporelles	74
- Structuration des observations suivant les copépodes	78
- Association des populations aux structures hydrologiques	80
- Résumé des caractéristiques de la distribution spatiale de la faune zooplanctonique	82
- Discussion	84
2.3 - Discussion -	87
<u>Zonation des populations zooplanctoniques en région d'upwellings</u>	87
<u>Interactions entre processus dynamiques et processus biologiques</u>	88
3 - <u>REPARTITION SPATIALE DES POPULATIONS DE COPEPODES, FRONT LIGURO-PROVENCAL</u>	93
3.1 - Introduction	95
<u>3.1.1 - Motivations et intérêts</u>	95
<u>3.1.2 - Déroulement de l'étude</u>	96
<u>3.1.3 - Caractéristiques physiques</u>	97
3.2 - Localisation des populations zooplanctoniques dans le front Ligure*	102
<u>3.2.1 - Introduction</u>	102
<u>3.2.2 - Matériel et méthodes</u>	104
<u>3.2.3 - Caractéristiques hydrologiques</u>	105
<u>3.2.4 - Distribution spatiale et relation avec les structures hydrologiques</u>	106
<u>3.2.5 - Discussion</u>	115

* N.IP Publication insérée

3.3 - Analyse des processus biologiques à l'échelle annuelle	118
<u>3.3.1 - Analyse "classique" des données biologiques</u>	119
<u>3.3.2 - Analyse en composantes principales</u>	122
- Relations avec les structures physiques	126
- Importance relative des sources temporelles et spatiales de variations	127
<u>3.3.3 - Analyse en composantes principales des correspondances</u>	129
3.4 - Caractéristiques et variabilité des distributions à petite échelle spatio-temporelle : le kilomètre et la journée	135
<u>3.4.1 - Distribution et variabilité dans le plan Horizontal</u>	135
<u>3.4.2 - Distribution et variabilité dans le plan Vertical</u>	140
3.5 - Résumé - Discussion : Origine des distributions spatiales observées dans le front Liguro-Provençal	146
<u>3.5.1 - Echelle journalière et saisonnière</u>	147
<u>3.5.2 - Echelle annuelle</u>	148
<u>4 - DISCUSSION GENERALE</u>	151
4.1 - Persistence et maintien des distributions	153
<u>4.4.1 - Interactions entre comportement et hydrodynamique</u>	156
<u>4.4.2 - Déterminisme du comportement : facteurs immédiats et ultimes</u>	159
4.2 - Conséquences et perspectives	163
<u>5 - RESUME - CONCLUSIONS</u>	167
<u>REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES</u>	173

LISTE DES ILLUSTRATIONS

<u>1 - ASPECTS PHYSIOLOGIQUES : LES INDICES ENZYMATIQUES</u>	25
1.1 - Principales sources de variations	27
Figure 1 - Relation entre l'activité amylasique et la biomasse phytoplanctonique	28
2 - Relation entre l'activité amylasique et l'indice de Grazing (LORENZEN)	28
3 - Relation entre l'activité amylasique et l'ingestion	29
4 - Relation entre l'activité amylasique et l'assimilation	30
5 - Comparaison des variations de deux activités enzymatiques pour différents engins de pêche	30
6 - Variation des activités amylasiques moyennes, autre espèce	31
7 - Variations entre espèces de deux activités enzymatiques digestives	31
8 - Variations horaires de l'activité amylasique	32
9 - rythmes circadiens d'activité enzymatique digestive	33
10 - Variations géographiques des activités enzymatiques digestives	37
11 - 12 - Variations de l'activité amylasique avec l'éloignement à la côte	38
13 - Variations de l'activité amylasique suivant la localisation des prélèvements par rapport à la structure hydrologique	38
14 - Variations intraspécifiques suivant la zone d'observation	39
15 - Variations du rythme circadien entre espèces et suivant leurs localisations	40

2 - REPARTITION SPATIALE DES POPULATIONS DE COPEPODES EN ZONE DE RESURGENCE COTIERE 43

2.1 - Résurgences côtières Nord-Ouest africaines 45

Figures 1 - 2 - Campagne "GIBRALTAR" : répartition spatiale type de cinq populations de copépodes	47
3 - Variations circadiennes de la distribution verticale	48
4 - Variations circadiennes suivant la localisation	50
5 - Variations journalières des caractéristiques physiques	52
6 - 7 - Campagne "CINECA V" : répartition spatiale type de 6 populations	54
8 - Variations circadiennes de la distribution verticale	55
9 - Variations de la composition faunistique de la côte vers le large	58
10 - Répartition spatiale d'abondance des taxons zooplanctoniques	58
11 - Influence du comportement sur la variation de composition faunistique observée	60

2.2 - Résurgence côtière portugaise 66

Figure 1 - Position géographique des observations	67
2 - Coupes hydrologiques : structure spatiale et évolution temporelle	71
3 - Variations de composition faunistique suivant l'éloignement de la côte	75
4 - Variations temporelles de la répartition géographique des taxons liées au déplacement de la structure hydrologique	76
5 - Part des variations due aux copépodes	78
6 - Partition spatiale et temporelle des populations de copépodes suivant la structure hydrologique	79
7 - Répartition horizontale à petite échelle associée aux caractéristiques hydrologiques	81
8 - Schéma résumé de la répartition spatiale des populations zooplanctoniques dans la zone de résurgence portugaise	83

2.3 - Discussion	87
Schéma 1 - Schéma des interactions entre le comportement et l'hydrodynamique déterminant le maintien de la répartition spatiale	90
<u>3 - REPARTITION SPATIALE DES POPULATIONS DE COPEPODES, FRONT LIGURO-PROVENCAL</u>	93
3.1 - Introduction	95
Figure 1 - Représentation schématique des caractéristiques hydrologiques (densité) et de circulation verticale du front Ligure	99
3.2 - Localisation des populations zooplanctoniques dans le front Ligure*	102
Figure 1 - Carte des enregistrements zooplanctoniques	103
2 - Partition des observations suivant les caractéristiques hydrobiologiques et la composition taxonomique	107
3 - Relations à échelle fine entre la structure frontale et les abondances de quelques populations	108
4 - Variations spatiales d'abondance des stades copépodites de <u>Calanus helgolandicus</u>	110
5 - Variations spatiales de la structure démographique de <u>C. helgolandicus</u>	111
6 - Structure de taille des cohortes de <u>C. helgolandicus</u> suivant leur localisation	112
7 - Variations spatiales de la structure démographique d' <u>Euchinella rostrata</u>	113
8 - Structure de taille des cohortes d' <u>E. rostrata</u> suivant leur localisation	114

* Publication insérée.

3.3 - Analyse des processus biologiques à l'échelle annuelle	118
Figure 2 - Variations saisonnières de la répartition horizontale de <u>Temora stylifera</u>	119
3 - Variations saisonnières de la répartition horizontale de <u>C. helgolandicus</u>	120
4 - Variations saisonnières de la répartition horizontale d' <u>Acartia clausi</u>	121
5 - Partition des taxons suivant leur type de répartition horizontale	123
6 - Variations d'abondances de la côte vers le large pour chacun des types de répartition	124
7 - Coïncidence de la partition des observations suivant leur composition taxonomique avec les discontinuités de la structure hydrologique	126
8 - Variations saisonnières de la répartition des taxons (Axes 1 et 2)	130
9 - Variations saisonnières de la répartition des taxons (Axes 2 et 3)	131
3.4 - Caractéristiques et variabilité des distributions à petite échelle spatio-temporelle : le kilomètre et la journée	135
Figure 10 - Fonctions de structure de la répartition de 6 populations en relation avec la salinité	137
11 - Répartition horizontale des abondances de <u>C. helgolandicus</u> dans le front Ligure	141
12 - Distribution verticale de <u>C. helgolandicus</u> par rapport au champ de densité : coupe perpendiculaire au système frontal	143
13 - Distribution verticale de <u>C. helgolandicus</u> par rapport au champs de densité, deuxième exemple	143
14 - Coupe perpendiculaire à la structure frontale : distributions relatives de la densité, de la biomasse phyto-planctonique et de l'abondance de <u>C. helgolandicus</u>	144

LISTE DES ANNEXES

- Annexe 1 : 1985, Caractéristiques Physiques et Biologiques du golfe de Gascogne, Domaine Pélagique.
- 2 : 1974, L'Activité Amylasique Indice de la Nutrition du Zooplancton ; mise en évidence d'un rythme quotidien en zone d'upwelling.
- 3 : 1975, Etude de la Nutrition du Zooplancton en Zone d'Upwelling par la Mesure des Activités Enzymatiques Digestives.
- 4 : 1975, Etude de la Nutrition, du Régime et du Rythme Alimentaire du Zooplancton dans les Conditions Naturelles, par la Mesure des Activités Enzymatiques Digestives.
- 5 : 1983, Relation Between Respiration, Excretion (Ammoniac and Inorganic phosphorus) and Activity of Amylase and Trypsin in Different Species of Pelagic Copepods from an Indian Ocean Equatorial Area.
- 6 : 1982, Peuplement de Copépodes des Upwellings côtiers Nord-Ouest Africains. I. Composition faunistique et structure démographique.
- 7 : 1982, Peuplement de Copépodes des Upwellings côtiers Nord-Ouest Africains. II. Maintien de la localisation spatiale.
- 8 : 1987, Daily and Seasonal variations in the spatial distribution of zooplankton populations in relation to the physical structure in the Ligurian Sea Front.

n° 9 : 1987, Anisotropie des populations zooplanctoniques dans la zone frontale de Mer Ligure.

n° 10 : 1984, Segmentation Automatique des Images, Application à l'extraction des primitives des formes planctoniques.

n° 11 : 1985, Extraction Automatique de Paramètres descriptifs par l'analyse d'image, Application à la Biologie Marine (Zooplancton).

INTRODUCTION

"ensemble des organismes ... passant leur vie, entièrement ou partiellement, dans le milieu dans lequel ils flottent plus ou moins passivement".

TREGOUBOFF et ROSE (1957)

INTRODUCTION

L'ambiguïté des termes "plus ou moins" utilisés par TREGOUBOFF et ROSE dans la définition toujours en vigueur du plancton, est l'expression la plus concise du problème posé.

L'analyse de la distribution spatiale du zooplancton a débuté pratiquement avec la mise au point des premières techniques quantitatives de prélèvement (HENSEN, 1887). Dès cette époque, l'hétérogénéité de la distribution a été mise en évidence, KOFOID analysant la variance, HAECKEL concluant que le rapport moyenne/variance des abondances était trop faible. L'analyse de ce phénomène, autorisé par les prélèvements en séquences continues (HARDY et GUNTHER, 1935 ; HARDY, 1936), montre que les individus sont agrégés à l'échelle du mètre, que les abondances sont autocorrélées (intra-espèces), corrélées entre espèces, et varient avec les gradients thermiques et halins (CASSIE, 1959 a, b, 1960, 1963 ; TONOLLI, 1949 pour les lacs).

L'étude des causes déterminant les hétérogénéités de distribution de biomasse dues à l'agrégation des individus, le "Patchiness" anglo-saxon, englobe le phytoplancton et s'est amplifiée tandis que parallèlement les motivations, exposées dans des synthèses périodiques, se sont accrues. A l'objectif initial, définir la représentativité d'un échantillonnage discret (WIEBE, 1970 ; FASHAM, 1978), s'est substituée l'analyse de la structure et de la régulation des écosystèmes par les facteurs physiques et biologiques (STEELE, 1978), puis une océanographie biologique dynamique dirigée par les facteurs hydrodynamiques (LEGENDRE et DEMERS, 1984 ; MACKAS et al., 1985). Cette extension de la distribution spatiale du plancton à la dynamique des écosystèmes marins n'est pas, au plan formel, abusive. 70 % des espèces pélagiques et 70 % des espèces benthiques ont un stade larvaire planctonique (MILEIKOVSKI, 1970). C'est ce stade du développement qui présente les plus fortes variabilités d'abondance et de mortalité (THORSON, 1950 ; KULLENBERG, 1985). Cependant, une motivation plus raisonnée ressort de l'analyse de LONGHURST (1981) : "l'agrégation des individus est une condition nécessaire de la vie dans les océans".

Chacune des synthèses citées comporte un historique et une analyse à différents niveaux de détails des travaux et des résultats. Sans rechercher ici un inventaire exhaustif, il s'agit de rapprocher les principales conclusions et de définir les problèmes en suspens.

Cinq causes principales d'agrégation des individus sont définies par STAVN (1971) : 1) vectorielles (action des gradients de facteurs de l'environnement), 2) vectorielles stochastiques (advection par les mouvements de masses d'eau et les mouvements induits par le vent), 3) reproductives (comportement du stock parental), 4) sociales (comportement des individus, essaim, "schooling" des larves de poissons) et 5) coactives (attraction/répulsion, nourriture/consommateur, ...). En région hauturière, zones homogènes où les gradients physiques sont faibles, les causes comportementales 3, 4 et 5, devraient être prédominantes (HAURY et WIEBE, 1982). Pour l'ensemble des autres régions, HAURY et al. (1978), se basant sur la distribution horizontale, établissent une relation entre les échelles spatiales des hétérogénéités (ou des taches) de biomasse et celles des processus hydrodynamiques (turbulence, effet de cap, fronts océaniques, upwellings côtiers, bassins océaniques) de quelques centimètres au millier de kilomètres. Ils définissent ainsi un cadre théorique qui associe aux échelles spatiales les échelles temporelles, de l'heure à la période géologique, auxquelles se produisent les phénomènes physiques et les comportements biologiques : déplacements, nutrition, croissance, reproduction, longévité des individus, des cohortes et des populations. C'est le plan qui sera privilégié, à partir de cette date, pour l'analyse des interactions entre processus hydrodynamique et processus biologique (DENMAN et PLATT, 1984 ; MACKAS et al., 1985).

Parallèlement à cette approche globale (biomasse et statistique), une analyse plus autécologique, privilégiant l'espèce ou la population, est réalisée. Dès 1968, VINOGRADOV, dans une synthèse sur la distribution verticale, établit, outre la désormais classique diminution de la biomasse avec la profondeur, trois points principaux :

- Les groupes d'espèces définis suivant leur type de distribution verticale (couches supérieure, intermédiaire, bathyale et abyssale) et horizontale (régions/climats) présentent un même type de caractéristiques écologiques.

- L'optimum de localisation en profondeur n'est pas figé. Il existe trois types de migrations verticales : ontogéniques, saisonnières et circadiennes.

- Les facteurs déterminant la localisation et les déplacements des individus sont de deux types : facteurs immédiats, dépendants de l'environnement (lumière, température, pression, ...) et facteurs ultimes, dépendants de la stratégie vitale et de l'adaptation de l'espèce.

Les travaux réalisés dans cette optique mettent en évidence des distributions discrètes dans le temps et dans l'espace des individus du zooplancton, l'existence de telles structures en zones côtière et hauturière, d'une dimension de la dizaine de mètres à la centaine de kilomètres et persistant d'une semaine à une saison. Les exemples les plus connus sont les essaims de 30 à 40 km de Calanus en mer du Nord, cohortes distinctes persistant en printemps-été (CUSHING, 1962 ; CUSHING et TUNGATE, 1963), la zonation et le maintien des populations de copépodes de l'upwelling côtier californien (PETERSON et al., 1979), du golfe de Guinée (BINET et DE SAINTE-CLAIRE, 1975 ; PETIT et COURTIES, 1976), les populations isolées des anneaux d'eau froide du Gulf Stream (WIEBE et al., 1976). Des inventaires des observations de ce type non détaillées ici ont été réalisés pour analyser l'influence de la dispersion des stades larvaires planctoniques sur le recrutement des populations (crustacés marins, SASTRY, 1983) ou définir une théorie de l'impact de la dispersion sur les fluctuations de population (SINCLAIR, sous presse). Un point commun à la majorité de ces travaux est l'explication d'un maintien des distributions par l'interaction entre les déplacements verticaux des individus (migrations ontogéniques, saisonnières, ...) et les cisaillements de courants.

Nature du problème

La synthèse de LEGENDRE et DEMERS (1984) associe ces deux approches (globale ou antécologique). Regroupant, pour le zooplancton, les travaux suivant les échelles spatiales d'analyse, ces auteurs observent que les causes déterminantes sont plus facilement mises en évidence aux grandes échelles (10-100 km), où les processus biologiques et physiques (circulation) sont associés. Ils concluent à plusieurs reprises que les causes explicatives, qui se réfèrent à des facteurs hydrodynamiques (turbulence,

advection, zones de transition), à des comportements biologiques ou à une combinaison des deux, restent ambiguës parce que la cause déterminant la distribution n'est pas mesurée mais déduite des effets résultants observés. MACKAS et al. (1985), sous un titre clin d'oeil : "... Biologie en jargon physique", aboutissent à des conclusions similaires. Les premiers proposent une approche expérimentale, étendue à l'océanographie, définir un processus (taux) biologique et son échelle de manifestation, choisir une technique spécifique de mesure utilisable in situ à l'échelle correspondante. Les seconds, moins ambitieux, proposent de classer l'influence relative des différents processus en les analysant à leur échelle principale de manifestation. Les deux s'accordent pour privilégier l'analyse de l'influence de l'hydrodynamisme. Si la démarche est intellectuellement satisfaisante par l'adoption d'hypothèses simplificatrices raisonnées, la mise en oeuvre, même restreinte aux distributions spatiales, reste insuffisante.

Les échelles spatio-temporelles

Les phénomènes d'agrégation ou d'hétérogénéité peuvent être classés suivant une série discontinue d'échelles (micro-, fine, moyenne échelle, etc.) assimilable selon MACKAS et al. (op. cit.) à une série de bandes spectrales pour lesquelles les facteurs déterminants sont distincts. Suivant ce schéma, il existe une correspondance générale entre les échelles spatiales et les mécanismes engendrant la variance : croissance, reproduction, compétition interspécifique, dominant aux grandes échelles, tandis que la mobilité, les mécanismes physiques, dominant aux petites échelles. Cependant, la distribution des individus procède d'un continuum ; elle n'est pas dissociable à un moment et un endroit donnés de l'histoire et du devenir de chacun. L'ensemble des causes, des grandes aux petites échelles, interagissent. Tout au moins, il y a contagion d'une échelle à la suivante. L'influence de la dispersion turbulente peut s'opposer aux déplacements des individus, inhibant leur agrégation et par contre coup, favorisant (dispersion de la ressource) ou inhibant (dilution) la nutrition et la croissance. Inversement, cette influence dépend de l'état physiologique des individus, de leur histoire trophique et de leur croissance antérieure qui déterminent leur capacité de réponse.

FRONTIER (1985) formalise ce problème de manière plus générale en introduction d'une analyse de la diversité et de la structure des écosystèmes : "Une approche purement cartésienne échoue parce qu'elle consiste à diviser l'objet en parts de plus en plus petites jusqu'à ce que nous le comprenions. En divisant l'objet, même par abstraction, nous le détruisons. Chaque objet dépendant d'un système est à la fois i) organisé par lui-même comme un système (ou un sous-système) à un niveau inférieur de perception, et ii) une part d'un système plus complexe défini à un niveau supérieur d'observation. Cette dualité est observée à chaque échelle de perception"*.

Paramètres et stratégies de mesure

Biomasse, abondance par catégories taxonomiques et de développement, taille des individus, fournissent une information composite intégrant l'influence de différentes sources de variations. Enfin, aucune méthode d'échantillonnage ne permet de prélever simultanément dans les trois directions de l'espace.

Ces difficultés sont illustrées par l'analyse des caractéristiques du domaine pélagique pour le golfe de Gascogne (annexe 1). Suivant le type des observations comparées, différents aspects de cette région sont mis en évidence : province biogéographique où les variations de la faune sont liées au cycle saisonnier, mosaïque de zones à faibles et fortes concentrations de biomasses associées aux discontinuités de structure hydrologique et déterminées par l'hydrodynamisme. Le problème est alors de restituer les liens qui existent entre ces différents aspects et qui sont imposés à l'individu par son cycle vital.

La démarche

L'analyse de la répartition spatiale du zooplancton dans les résurgences côtières Nord-Est Atlantique et le front Liguro-Provençal ne résoud

* traduction de l'auteur.

pas ces difficultés par une approche unique. Le choix, d'abord, de ces deux régions est lié à l'opportunité d'une étude pluridisciplinaire d'écosystèmes délimités ayant des caractéristiques hydrodynamiques identifiées. Si, au terme actuel de l'étude, les résultats peuvent être ordonnés suivant le plan classique des différentes échelles spatio-temporelles de manifestation des phénomènes, les étapes de réalisation ont été commandées par l'obtention progressive des résultats aussi bien que par les possibilités de mise en oeuvre. Dans ce sens, la mesure des activités enzymatiques digestives, conduite pour une étude de la nutrition in-situ, a imposé l'analyse des causes de variations liées à la composition faunistique des échantillons, à la distribution des individus et à sa variabilité. Ces mesures ont mis en évidence l'existence de structures spatiales des répartitions et leur conservation dans le temps. Ainsi, un premier chapitre est consacré à ces aspects, après une révision de la signification de ces activités enzymatiques. A partir des questions posées par cette première étude, la répartition spatio-temporelle des populations et son déterminisme sont analysés successivement pour les deux types d'écosystèmes étudiés : résurgences et front côtiers.

Différents aspects ont été développés, empruntant aux différents modes d'approches analysés précédemment :

- la description des composantes de la biomasse mésozooplanctonique en terme de catégories taxonomiques (genre, espèce, stades de développement),
- la description des structures hydrologiques comme traceurs des processus hydrodynamiques,
- l'appel à différentes stratégies d'échantillonnages pour une même échelle spatio-temporelle d'observation,
- l'application de méthodes mathématiques pour établir les liens entre les structures physiques et biologiques.

Plus qu'un paramètre, c'est un spectre de mesures qui a été utilisé, autorisant une interprétation croisée de leurs variations. La logistique, comme la complexité des processus, ont imposé des hypothèses a priori et des choix de niveau d'observation révélant l'existence d'influences à d'autres niveaux de perception et conduisant à explorer différentes échelles spatio-temporelles (LONGHURST, 1981).

La démarche peut paraître besogneuse. Elle conduit à décrire les types de distribution spatiales de différentes populations mésozooplanktoniques et leurs caractéristiques, maintien, variabilité, dynamique, en relation avec la structure hydrologique et hydrodynamique du milieu, à analyser les causes déterminantes internes et externes. C'est une contrainte nécessaire pour vérifier la théorie et pouvoir hiérarchiser les processus. En accord avec FRONTIER, c'est à partir de la répétition de telles observations, et de la fréquence de répétition des mêmes manifestations, que des lois pourront être établies.

1 - ASPECTS PHYSIOLOGIQUES : LES INDICES ENZYMATIQUES

1 - ASPECTS PHYSIOLOGIQUES, LES ENZYMES DIGESTIVES

Cette approche est inspirée par les travaux de PACKARD (1969) sur l'estimation de la consommation potentielle d'oxygène du phytoplancton par la mesure de l'E.T.S. L'objectif est d'estimer un taux physiologique in situ. L'hypothèse est que l'on peut utiliser le métabolisme cellulaire comme traceur ou indice de l'activité potentielle d'une fonction physiologique. Concept du réseau trophique, importance de la nutrition des herbivores planctoniques comme terme nécessaire d'un bilan physiologique de la production secondaire mais aussi comme estimateur de la mortalité par grazing du stock primaire, ont fait porter le choix sur les activités enzymatiques digestives. Une fois l'indice choisi, vérifier la nature de l'information obtenue par une mesure découplée des mécanismes de régulation intermédiaire qui interviennent au niveau cellulaire, implique une double approche expérimentale et in situ.

Pour le zooplancton, ce travail a suscité de nombreuses questions, tant sur la signification biologique des indices que sur la structure des écosystèmes analysés et de l'influence de la stratégie d'échantillonnage dans la mise en évidence de ces structures. Il s'agit ici de résumer les résultats obtenus, de faire le point des travaux contribuant à définir la signification de ces indices enzymatiques et de discuter ensuite les problèmes écologiques et faunistiques mis en évidence, en particulier les caractéristiques de répartition spatiale.

1.1 - Principales sources de variations

Les principaux résultats, résumés ici, ont été publiés en 1974, 1975 et 1976 (annexes 2, 3 et 4). Ils ont mis en évidence :

- l'absence de corrélations entre les activités enzymatiques mesurées, l'amylase, les protéases puis la trypsine,
- l'existence des variations cohérentes en accord avec l'hypothèse d'une induction des activités enzymatiques digestives par les conditions externes de nourriture disponible,
- le rôle de facteurs internes dans leur régulation.

Les relations avec les conditions externes de nutrition ont été établies par des mesures sur des prélèvements totaux (plurispécifiques) de

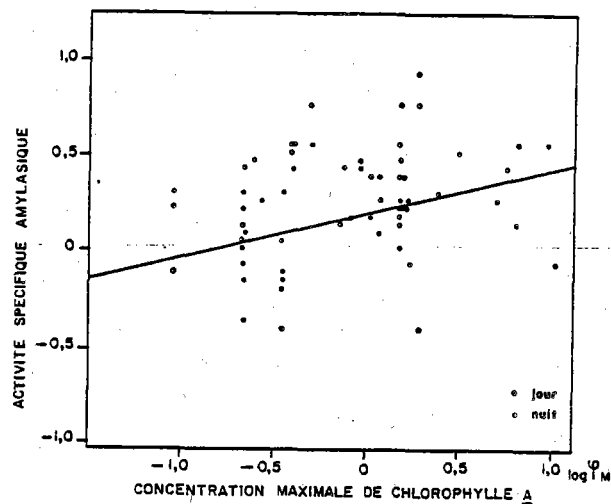


Figure 1 : Droite de régression de l'activité spécifique de l'amylase en fonction de la biomasse chlorophyllienne après transformation logarithmique (campagne "CINECA III", BOUCHER et SAMAIN, 1974, annexe 2)

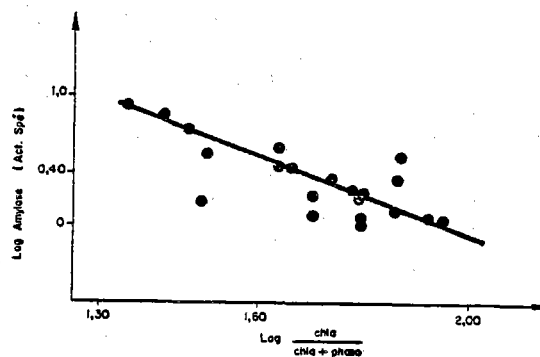


Figure 2 : Corrélation de l'activité spécifique de l'amylase avec indice de grazing de Lorenzen après transformation logarithmique des valeurs : $r = 0,50$ (campagne "CINECA V", BOUCHER et SAMAIN, 1975, annexe 3)

zooplancton : corrélation de l'activité enzymatique du prélèvement avec la concentration de chlorophylle a ("CINECA III", figure 1), avec l'indice de grazing de Lorenzen ("CINECA V", figure 2). Une analyse des corrélations simples et multiples conduit également à expliquer les variations des deux enzymes digestives mesurées par les caractéristiques du stock trophique disponible, taille des particules, teneurs en lipides, glucides et protéines ("GIBRALTAR", tableau 1).

TABLEAU I
Coefficients de corrélations de l'activité spécifique
de l'amylase et de la trypsine avec les paramètres du milieu

	<i>Calanoides carinatus</i>		<i>Temora stylifera</i>	
	Activité spécifique de l'amylase	Activité spécifique de la trypsine	Activité spécifique de l'amylase	Activité spécifique de la trypsine
Nombre de particules taille 2-5 µm:T1	0.17	0.12	0.12	0.33 ^a
Nombre de particules taille 5-20 µm:T2	0.28 ^a	0.24 ^a	0.04	0.33 ^a
Nombre de particules taille 20-50 µm:T3	0.08	0.14	-0.04	-0.07
Nombre de particules taille 50-70 µm:T4	-0.07	-0.04	-0.13	0.03
Poids d'amidon (µg/l):A	0.21	0.01	0.06	-0.07
Poids de glucide (µg/l):G	-0.08	-0.12	0.13	-0.10
Poids de protéines (µg/l):P	-0.08	-0.08	0.10	-0.10
Poids de chlorophylle (µg/l):Chl.a	-0.35 ^a	-0.27 ^a	0.09	-0.19
Température:T°	0.62 ^a	0.21	0.05	0.10
Nombre d'échantillons	68	68	86	84

^a Coefficients significatifs au seuil 5 %.

Ces relations sont également établies au niveau de l'espèce à partir d'expériences de grazing réalisées avec des individus triés à partir de prélèvements in situ : corrélation avec le nombre de cellules ingérées ('GIBRALTAR', figure 3) et avec la quantité de carbone assimilé ('GIBRALTAR', figure 4).

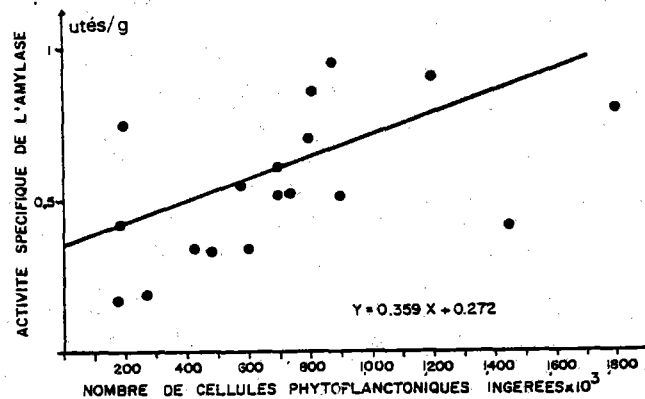


Figure 3 : Corrélation de l'activité spécifique de l'amylase et de la quantité de cellules phytoplanktoniques ingérées mesurées sur des individus triés par espèce : $r = 0.538$, significatif au seuil 2 % (campagne "GIBRALTAR", BOUCHER et al., 1976, annexe 4)

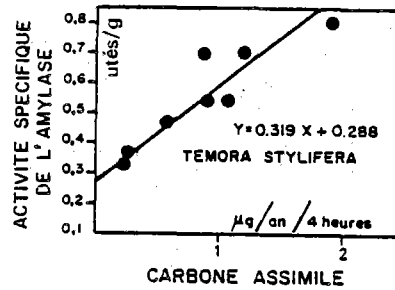


Figure 4 : Corrélation de l'activité spécifique de l'amylase et de la quantité de carbone assimilé, mesurées sur des individus triés par espèce : $r = 0.934$, significatif au seuil 0.1 % (BOUCHER et al., 1976, annexe 4)

La part de variation des indices enzymatiques liée aux variations de composition faunistique est mise en évidence par deux approches :

- indirecte, en comparant les séries d'échantillons prélevées par des filets à vide de mailles différents, filets à larve type F.A.O. (500) et filet WP2 (200) ('CINECA V', figure 5)

- directe par mesure de la moyenne et de la variabilité des taux d'activités pour différentes espèces de copépodes ('CINECA III', figure 6 ; 'GIBRALTAR', figure 7).

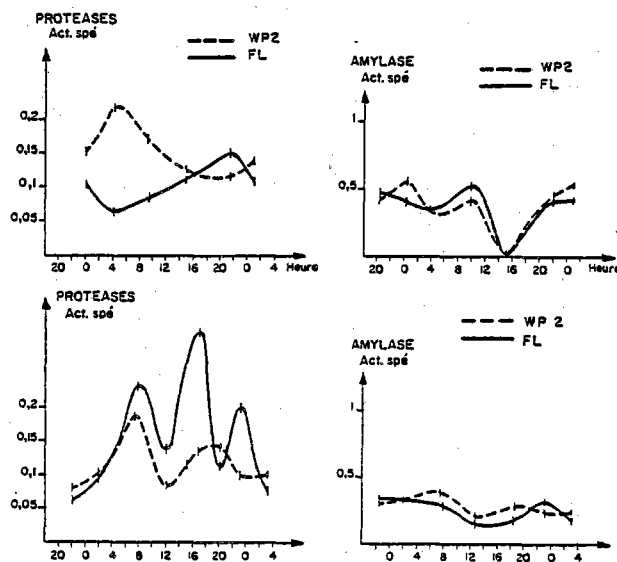


Figure 5 : Comparaison des activités spécifiques de l'amylase et des protéases pour deux séries d'échantillons prélevés au filet W.P.2 et au filet à larves en deux stations (72 et 75) de la campagne "CINECA V" (BOUCHER et SAMAIN, 1975, annexe 3)

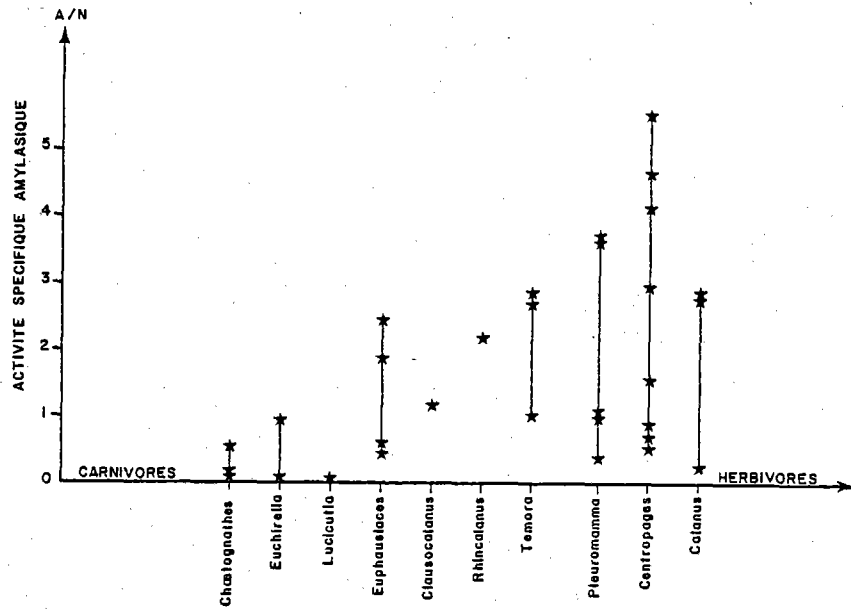


Figure 6 : Variations de l'activité spécifique de l'amylose mesurées in situ sur diverses espèces de copépodes en différentes stations (campagne "CINECA III," BOUCHER et SAMAIN, 1974, annexe 2)

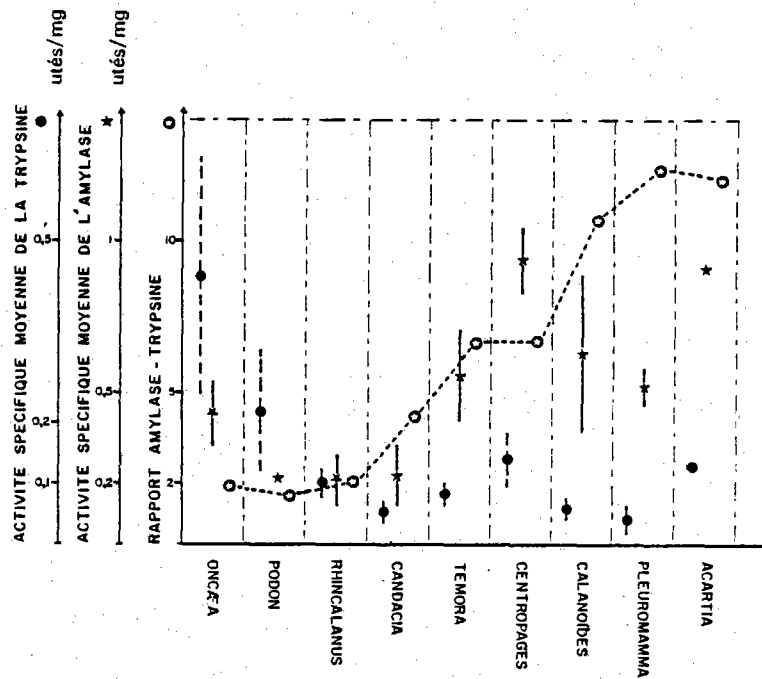


Figure 7 : Comparaison des variations de la moyenne et de l'écart type des activités spécifiques de l'amylose et de la trypsine, du rapport amylose/trypsine pour neuf espèces de copépodes prélevés en différentes stations (campagne "GIBRALTAR," BOUCHER et al., 1976, annexe 4)

Ces différences spécifiques ont été surtout discutées en terme de différenciation du régime alimentaire. Elles correspondent pour partie à une telle source de variation comme le démontrent les variations inter-espèces du rapport amylase/trypsine et des rapports O:N, O:P, N:P (GAUDY et BOUCHER, 1983, annexe 5). Mais elles traduisent bien évidemment d'abord des différences d'ordre génétique et introduisent la notion de régulation par des facteurs endogènes. Un deuxième exemple en est fourni par la mise en évidence de rythmes circadiens.

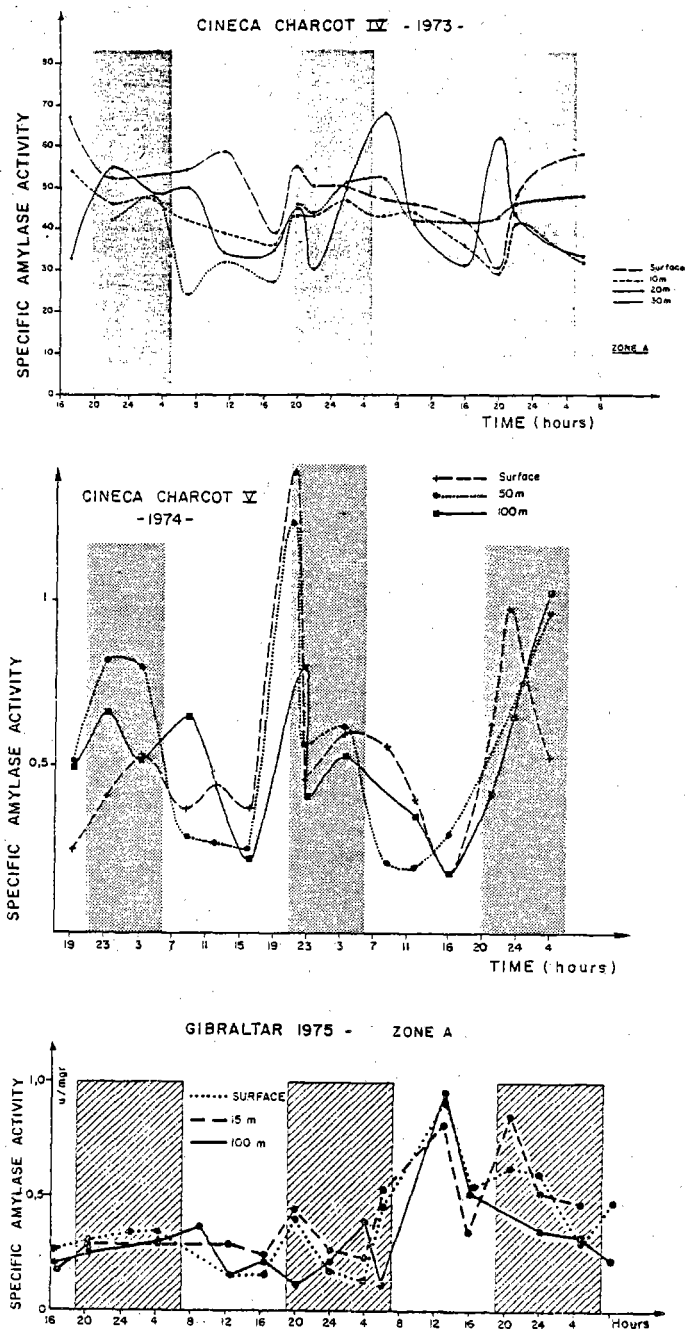


Figure 8 : Variations de l'activité spécifique de l'amylase mesurée périodiquement en trois points fixes géographiques au cours des campagnes "CINECA IV", "CINECA V" et "GIBRALTAR" du N.O. Jean Charcot (BOUCHER et al., 1976, annexe 4)

Leur explication n'est pas fournie complètement par des variations de composition faunistique, une oscillation des conditions trophiques ou l'alternance jour-nuit. Mise en évidence sur des prélèvements pluri-spécifiques au cours des campagnes CINECA IV, CINECA V et GIBRALTAR (figure 8), l'existence de ces rythmes nycthémeraux a également été vérifiée au niveau des espèces (figure 9).

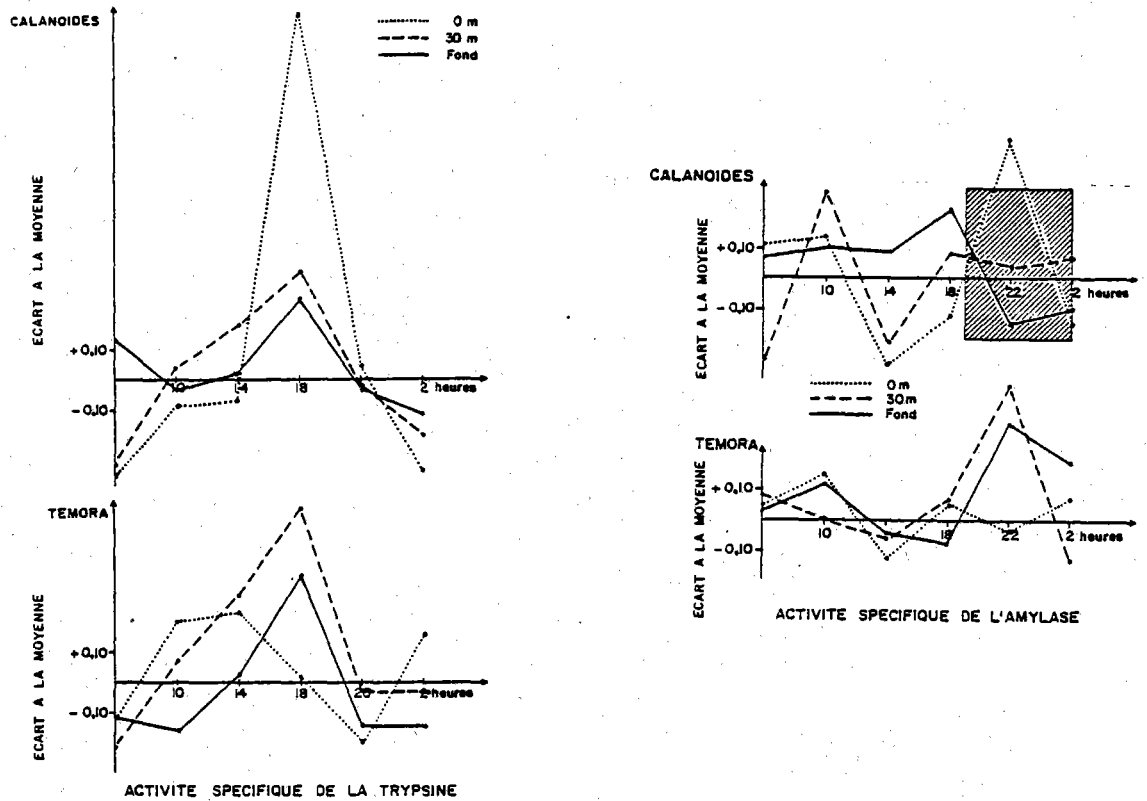


Figure 9 : Variation des moyennes horaires d'augmentation (écart à la moyenne) de l'activité spécifique de la trypsine (à gauche) et de l'amylase (à droite) en fonction du cycle circadien pour deux espèces de copépodes, Calanoides carinatus et Temora stylifera (campagne "GIBRALTAR," BOUCHER et al., 1976, annexe 4)

L'analyse et l'interprétation de ces résultats, orientées sur la nutrition se sont rapidement heurtées au problème de la complexité des causes de régulation. Il est nécessaire aujourd'hui de dresser un bilan des connaissances acquises sur cette question, avant d'aborder les acquis écologiques.

1.2 - Signification biologique des variations des indices enzymatiques digestifs

L'intérêt de cette approche, les questions posées ont suscité un développement de ces travaux par d'autres laboratoires. Des résultats complémentaires et des résultats contradictoires ont été obtenus :

- corrélation directe des activités enzymatiques digestives avec la quantité de nourriture disponible et/ou la qualité, la taille des particules, composition biochimique (MAYZAUD et CONOVER, 1976 ; HIRCHE, 1981 ; COX et WILLASON, 1981) mais aussi corrélations inverses (COX, 1981 ; HASSET et LANDRY, 1983),

- induction des enzymes digestives par un substrat non spécifique, trypsine et polysaccharides (HIRCHE, 1981), laminarinase et nourriture algale sans laminarine (HEAD et CONOVER, 1983),

- observations de rythmes nycthéméraux (TANDE et SLAGSTAD, 1982 ; MAYZAUD et al., 1984) ou absence de ce rythme alors qu'il est observé pour le contenu du tube digestif (BAARS et OOSTERHUIS, 1984 ; HEAD et al., 1984).

Les contradictions entre ces résultats tiennent pour partie à l'ambiguïté d'une interprétation des mesures effectuées in situ. Au plan méthodologique par exemple, paramètres et codages utilisés pour quantifier la nourriture disponible (MAYZAUD, 1980 ; SAMAIN, 1985), les artefacts introduits par des différences de composition faunistique (MAYZAUD, 1980 ; HASSET et LANDRY, 1983) sont maintenant des difficultés mieux reconnues. Cependant, la persistance de ces contradictions à partir d'expérimentation sur différentes espèces de copépodes ont fait ressortir l'importance des régulations par des facteurs endogènes:

- variations de l'activité suivant les stades de développement (TANDE et SLAGSTAD, 1982), l'activité métabolique saisonnière, les stades de diapauses (HALBERG et HIRCHE, 1981 ; HIRCHE, 1983) ou de manière plus généralisée les besoins métaboliques au cours du cycle vital et suivant l'état physiologique (SAMAIN, 1985).

- existence d'enzymes synthétisées, non libérées dans le tube digestif (ARNAUD et al., 1978, 1980).

- temps de cooccurrence de conditions trophiques (MAYZAUD et POULET, 1978) ou d'adaptation au changement de nourriture (COX, 1981 ; HEAD et CONOVER, 1983).

Dans ce sens, VAN WORMHOUDT (1980) a montré pour Palaemon serratus que des variations sont décelables aux différentes échelles de temps du cycle de l'espèce, saisonnier, intermue, circadien, que les facteurs externes liés à la nutrition mais aussi la température, la lumière, la photophase interviennent, et que la synthèse de ces enzymes est contrôlée pour partie par l'action de deux hormones antagonistes tandis que l'ingestion est régulée par le système neuro-endocrine.

Ainsi, les activités enzymatiques digestives apparaissent comme un système hautement régulé. Elles nécessitent, pour les copépodes, des recherches approfondies pour définir sans ambiguïté les échelles temporelles et les causes exogènes et endogènes de variations. De plus, à cause du nombre des mécanismes de régulation, des paramètres complémentaires seraient indispensables pour interpréter, à partir des variations de ces indices, soit l'état physiologique des individus, soit leur réponse aux variations de conditions du milieu.

Indépendamment de ces limites, une seconde source d'informations et de questions est fournie par ces indices. Considérée comme un biais dans l'analyse précédente, la variation introduite par la composition faunistique des échantillons traduit pourtant la répartition des populations et ses variations spatiales et temporelles.

1.3 - Enseignements et questions sur la structure des écosystèmes analysés

Les activités de l'amylase et de la trypsine, mesurées sur une pêche de zooplancton traduisent la composition faunistique et l'abondance des peuplements. Elles correspondent à un modèle additif simple :

$$A = a_1 N_1 + a_2 N_2 + \dots + a_n N_n$$

A = activité d'une enzyme par pêche

A₁ = activité moyenne d'un individu

N₁ = nombre d'individus du taxon 1.

A l'échelle d'une campagne océanographique, une régression multiple permet d'expliquer 70 à 80 % de la variance des enzymes digestives par les variations du nombre d'individus de 5 à 10 taxons (dénombrés au niveau du genre). Par exemple, pour la campagne RCA, (résurgence côtière du Portugal, 1982), 6 taxons, Calyptopis d'euphausiacées Corycaeus spp., Centropages spp., Calocalanus spp., Euchaeta, Chetognathes, expliquent 82 % de la variabilité résumée ci-dessous :

taxons	1	2	3	4	5	6
Activité de l'amylase	0.035	0.027	0.015	-0.015	-0.035	-0.066

Indépendamment des variations d'abondance, 30 à 40 % de la variance de l'activité spécifique (concentration d'enzymes par unité de poids protéique) sont encore expliquées par les variations de composition faunistique. Suivant ce modèle explicatif, le gradient de la côte vers le large des activités de l'amylase et de la trypsine (figure 10, BERGERON et al., 1983) correspond à une répartition différentielle des populations du mésozooplancton dans la résurgence côtière portugaise.

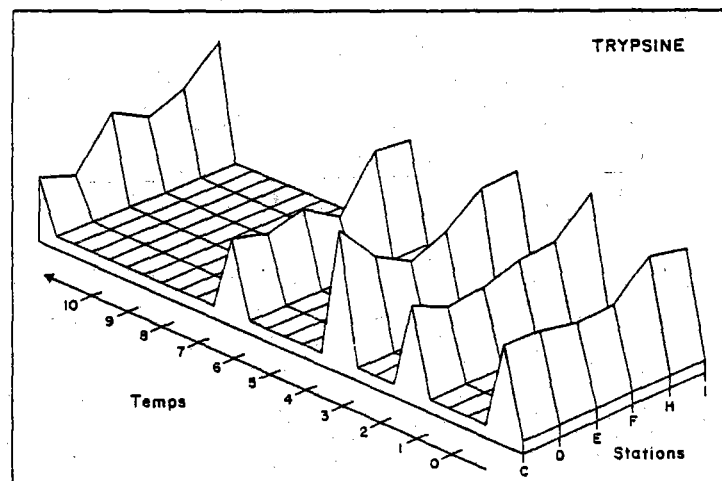
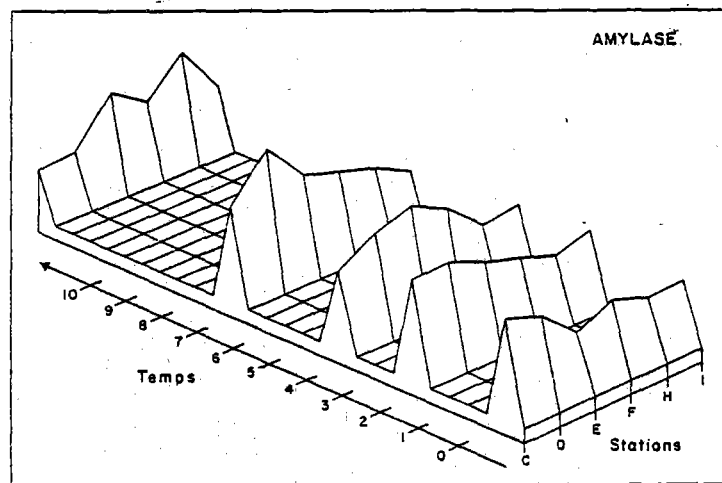
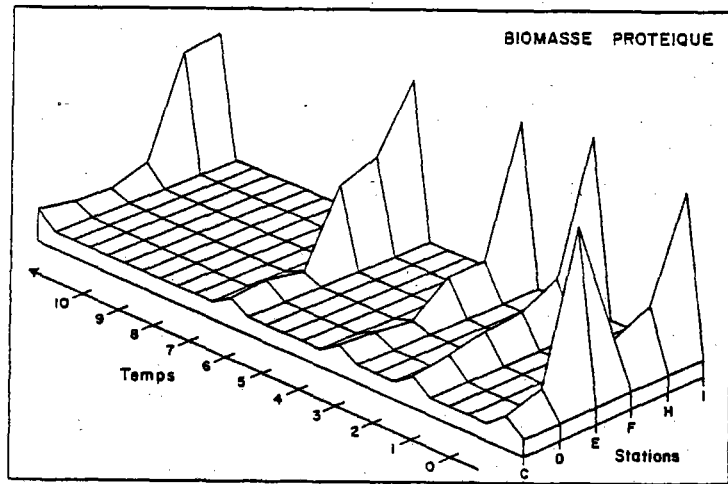
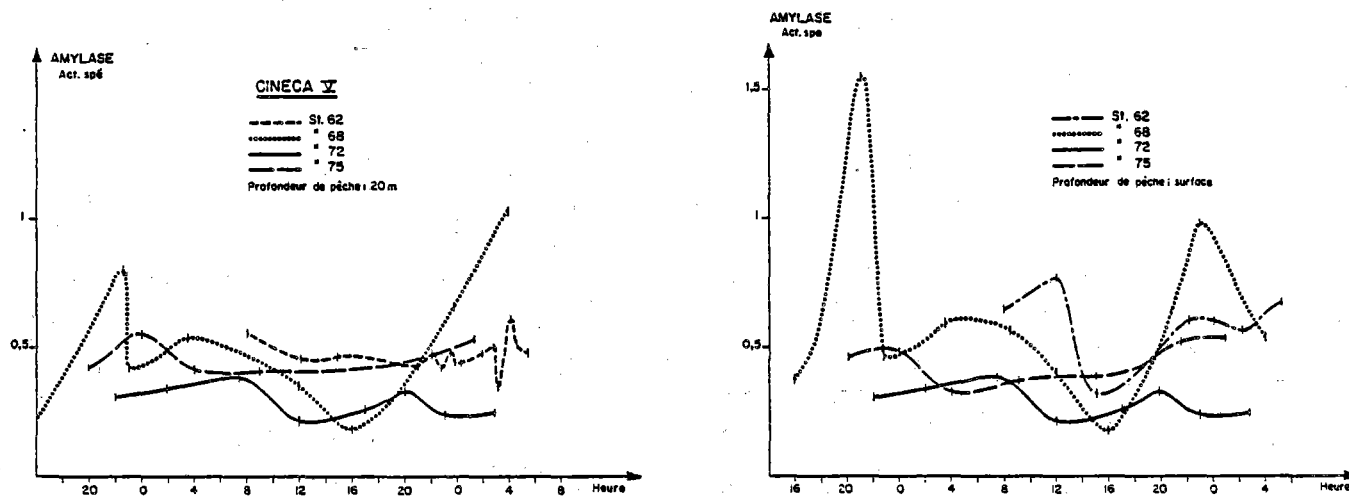


Figure 10 : Variations de la biomasse protéique, de l'activité spécifique de l'amylase et de la trypsine suivant une radiale perpendiculaire à la côte. Résurgence côtière portugaise, "RCA 1", BERGERON et al., 1983)



Figures 11 et 12 : Variations de l'activité spécifique de l'amylase du prélèvement en fonction de l'éloignement à la côte (62, 68, 72, 75), pêches de surface (a) (campagne "CINECA V", annexe 3) et à 20 m de profondeur (b)

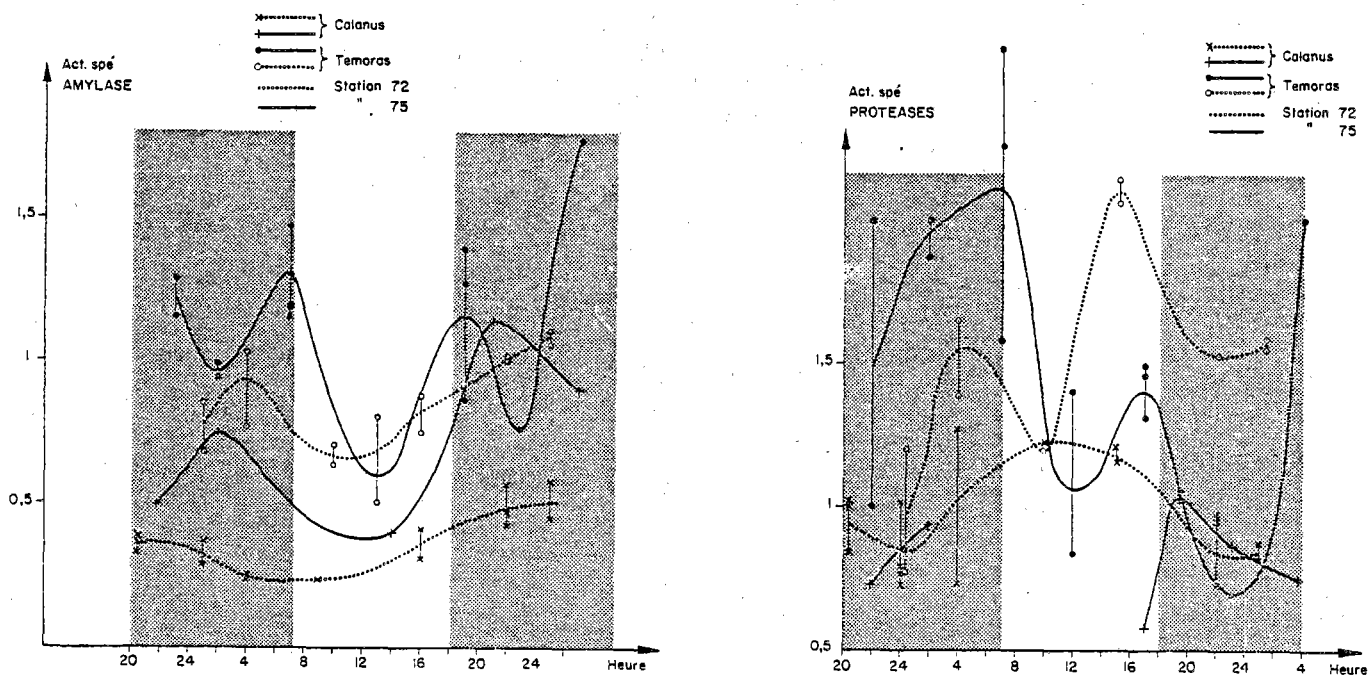


Figure 13 : Comparaisons de l'activité spécifique de l'amylase et des protéases de Temora sp. et Calanus sp. pour deux stations séparées par un front thermohalin ("CINECA V" BOUCHER et SAMAIN, 1975, annexe 3)

Des différences spatiales similaires ont été mises en évidence pour les résurgences côtières nord-ouest africaines. En région Nord mauritanienne, par exemple, l'augmentation des activités spécifiques de l'amylase et de la trypsine de la côte vers le large (campagne "CINECA V", figures 11 et 12) est décelable. Ce gradient recouvre plusieurs sources de variations :

- tendance à un cycle circadien,
- différences d'activités entre espèces donc différences de composition faunistique des peuplements zooplanctoniques,
- différences intra-spécifiques d'activité suivant la zone d'observation.

Ce dernier point est mis en évidence, pour cette campagne CINECA V, par les mesures effectuées sur des individus triés de deux taxons Temora sp. et Calanus sp. L'activité spécifique des deux enzymes augmente (figure 13) entre une station côtière (72) et une station hauturière (75) séparées par un front thermohalin (GOSTAN et BOUCHER, 1976). Par contre, les mesures effectuées à partir de cette zone frontale dans une masse d'eau marquée par une bouée dérivante sont caractérisées par une absence de variations (figure 14).

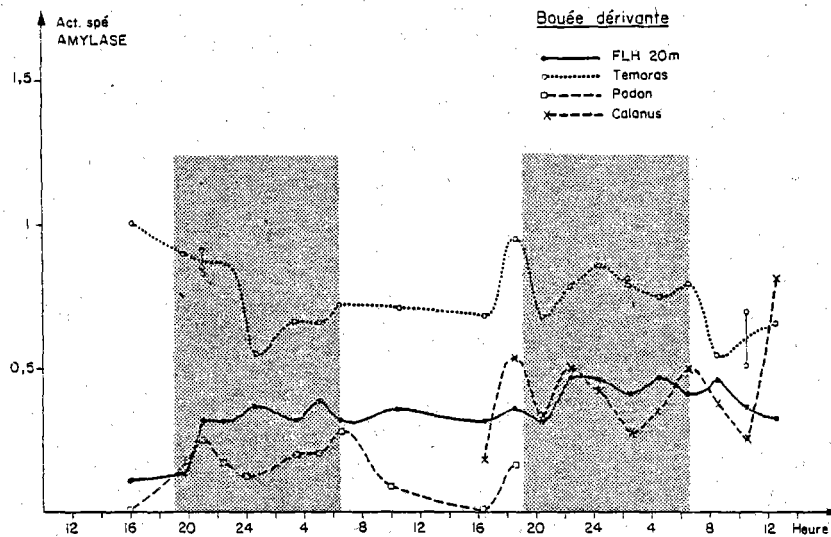


Figure 14 : Variations de l'activité spécifique de l'amylase du prélèvement total et de trois espèces triées à partir d'une aliquote, suivant le parcours d'une bouée dérivante marquant une masse d'eau (CINECA V," BOUCHER et SAMAIN, 1975, annexe 3)

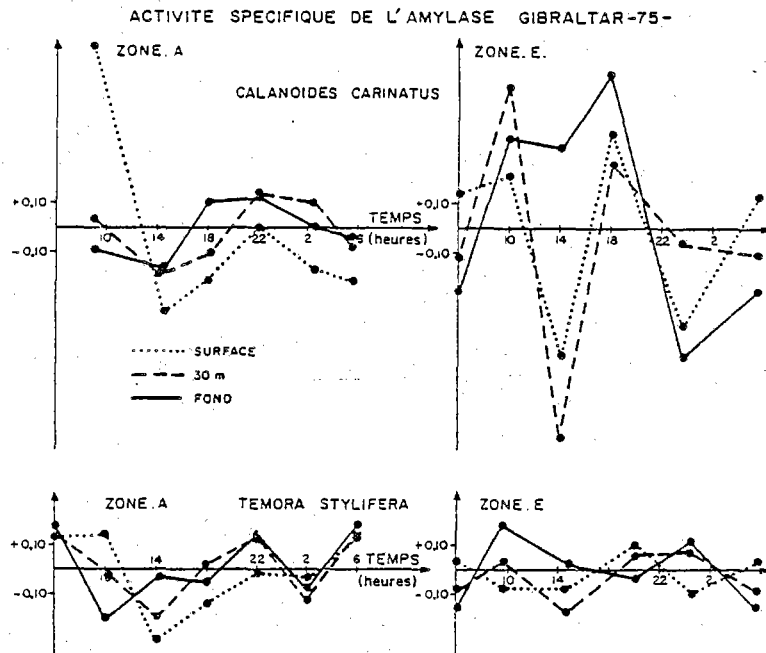


Figure 15 : Comparaison du rythme nycthéral de l'activité spécifique de l'amylase suivant différentes espèces Calanoides carinatus et Temora stylifera ("GIBRALTAR," BOUCHER et al., 1976, annexe 4)

Dans le même sens, la comparaison des activités enzymatiques digestives de Calanoides carinatus, Temora stylifera, Rhincalanus nasutus (campagne "GIBRALTAR", Nord-Mauritanie) met en évidence des variations d'activités et de l'amplitude du rythme nycthéral suivant ce même gradient côte large (figure 15). Une telle répartition suivant un gradient perpendiculaire à la côte des activités enzymatiques, observée également pour le système de résurgence des côtes de l'Oregon (COX et al., 1982) apparaît comme une caractéristique commune des upwellings côtiers.

1.4 - Discussion en guise de conclusion

Les activités enzymatiques digestives devraient fournir des informations cruciales pour l'approche physiologique de l'analyse du réseau trophique et de la production secondaire, telles que : le type de nourriture ingérée, le taux d'ingestion ou d'assimilation, le poids du "grazing", le rôle du stock trophique dans la répartition des individus. Ces activités correspondent au type de paramètre dont le besoin en océanographie et la nature sont définis par LEGENDRE et DEMERS (1984) : ce sont des paramètres

"dynamiques", mesurables à l'échelle de l'individu et cette mesure est automatisable. Cependant, leur signification n'est pas maîtrisée et leur emploi est incertain sans paramètres complémentaires. Définir la probabilité et le niveau de succès possibles dans cette voie est maintenant du domaine de la physiologie et de la biochimie. Pour l'écologiste, l'intérêt pour ce type de mesure est pondéré par les inconnues qu'elles recèlent.

Cependant, une première raison d'intérêt, tant chronologique que scientifique de ces mesures, a été de remettre en cause les stratégies d'échantillonnages. La mesure des activités enzymatiques digestives n'est pas une technique précise d'analyse taxonomique. Elle autorise cependant une multiplication des plans d'observations en fournissant, à partir des dosages automatisés, une information en temps quasi réel sur les tendances et les amplitudes des variations. Les types de composition faunistique se sont ainsi révélés très variables suivant les différentes stratégies d'observations : par rapport à des références géographiques (quadrillage de stations) ou hydrologiques (de part et d'autre des structures), en point fixe ou en dérive par rapport aux masses d'eau, etc. Ces mesures ont montré l'existence de différents types de répartition spatiale des populations de copépodes, d'une dynamique du phénomène qui n'est figé ni dans le temps ni dans l'espace, d'une variation enfin de l'"état physiologique" des individus d'une même espèce suivant leur localisation. Ces résultats ont d'une part fixé les échelles de temps et d'espace à étudier. Ils ont d'autre part posé différentes questions au plan écologique sur la structuration spatiale d'une région ou d'un système hydrologique.

Que signifie la cohérence temporelle des répartitions conservées, aussi bien à l'échelle de la journée que du mois ? Quels sont les processus biologiques, comportements de migrations, rythmes internes ou état physiologique, différents entre espèces, qui agissent ou interagissent ? Quelles sont les caractéristiques du milieu déterminant ces différences de répartition entre les populations zooplanctoniques ?

Ces questions ont conduit à orienter et développer la suite de l'étude sur les aspects purement écologiques, faune, comportement et distribution des individus, caractéristiques associées du milieu.

2 - REPARTITION SPATIALE DES POPULATIONS DE COPEPODES
EN ZONES DE RESURGENCE COTIERE

2 - REPARTITION SPATIALE DES POPULATIONS DE COPEPODES EN ZONES DE RESURGENCES COTIERES

2.1 - Résurgences côtières Nord-Ouest africaines

La comparaison de la composition, des proportions et des espèces dominantes des peuplements de copépodes des écosystèmes du Cap Ghir et du Cap Blanc fait ressortir leurs identités et leurs similitudes. Les mensurations par stade de développement, la composition, permettent de déterminer les individus allochtones et de définir générations et cohortes (annexe 6). Cette possibilité de déterminer de telles caractéristiques de structure de population par un échantillonnage in situ implique une certaine conservation de la répartition des individus.

L'analyse de la distribution spatiale est limitée aux taxons les plus fréquents dans les prélèvements. Suivant les résultats de l'analyse faunistique, les effectifs par genre sont utilisés, considérés comme représentatifs de l'abondance de l'espèce dominante.

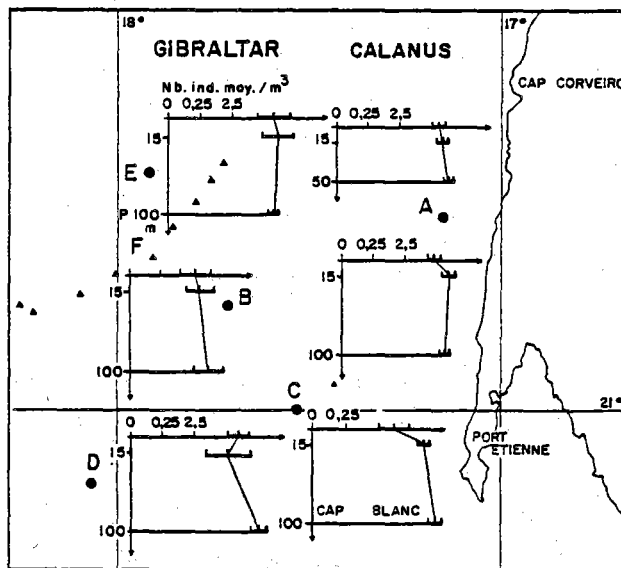
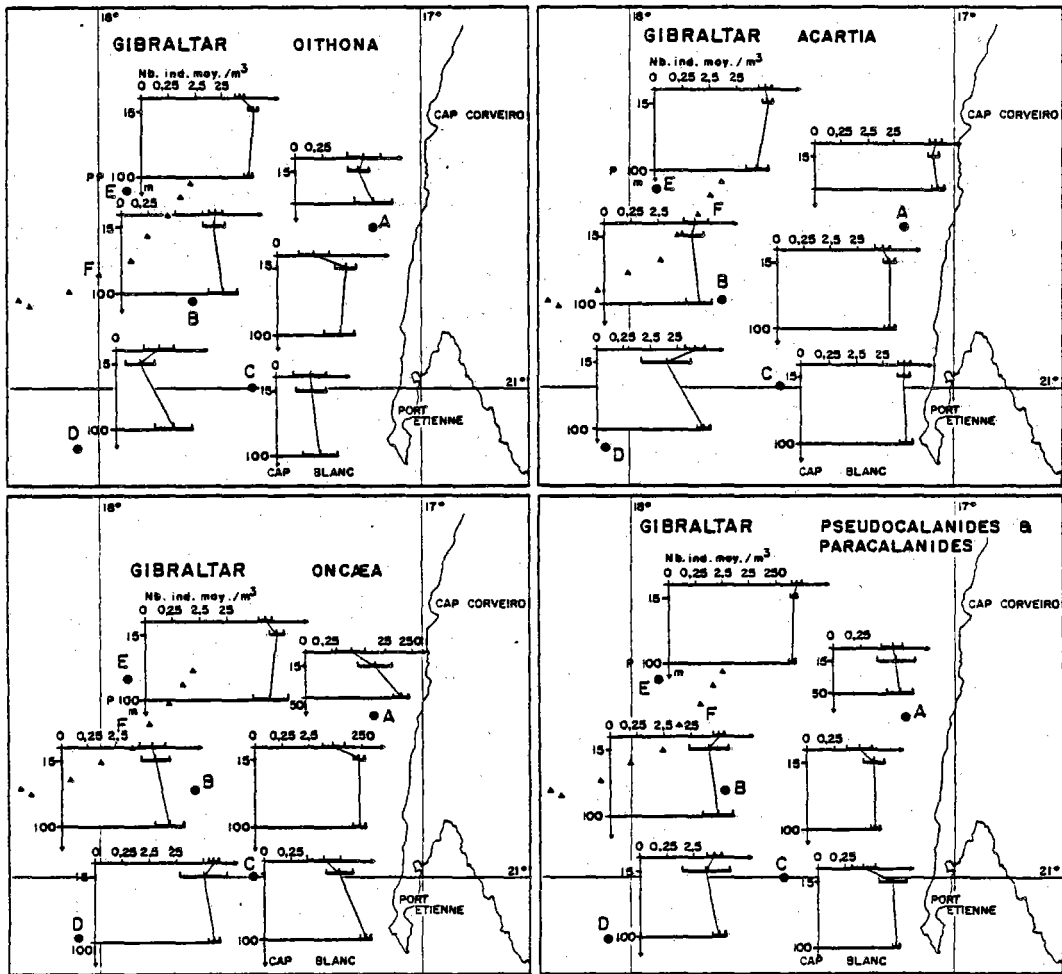
On utilisera d'abord une méthode classique d'analyse par cartographie des variations d'abondances exprimées de différentes manières (moyennes, proportions, ...) pour les deux zones de résurgence des côtes mauritaniennes et marocaines. Ensuite, l'étude simultanée des variations de distribution dans le temps et dans l'espace sera réalisée par analyse en composante principale.

2.1.1 - Zone mauritanienne, campagne "GIBRALTAR"

Pour chaque zone de prélèvement, l'abondance moyenne du genre et l'écart-type, calculés après transformation logarithmique, sont reportés pour chaque profondeur sur la carte correspondant à la campagne, à proximité du point géographique d'observation. Cette représentation résume simultanément les distributions verticales et horizontales.

- Zonation horizontale

Acartia (figure 1) présente une répartition verticale homogène sur toute l'aire étudiée. Cette espèce apparaît plus abondante aux stations



Figures 1 et 2 : Campagnes "GIBRALTAR" : variations du nombre d'individus par mètre-cube (n/m^3) en fonction de la profondeur et de la position géographique des séries de prélèvements (moyenne et écart-type suivant une échelle logarithmique).

côtières, 790 individus/ m^3 en zone A, 250 individus/ m^3 en zones B et C ; elle est moins bien représentée dans la région Sud au large (125 individus/ m^3 aux zones F et D). Oithona, dont la distribution verticale est similaire à celle d'Acartia, présente une répartition horizontale inverse. L'abondance est plus faible à la côte et au Sud (zones A, B, C, D, 1 à 2 individus/ m^3) que dans la région du large du Cap Corveiro (zones E et F, 250 et 80 individus/ m^3 , figure 2). Pseudo- et Paracalanidae, ainsi qu'à un degré moindre Oncaea, ont une répartition géographique similaire à celle d'Oithona : diminution des effectifs au voisinage de la côte, densité la plus forte en zone E. Ces deux groupes d'individus ont une répartition verticale particulière. Les densités sont plus faibles en surface qu'aux autres niveaux de pêche en zone côtière (figure 1). Pour cette campagne, Calanus (figure 2) montre peu de variation spatiale. La principale variation observée est une diminution d'un ordre de grandeur des effectifs entre les deux observations successives dans la zone Nord-Est (E-F). Euterpina et Corycaeus, non représentés, ont une distribution homogène.

Euchaeta n'est représenté que par un très petit nombre d'individus répartis sur toute la tranche d'eau aux zones A et B et observés seulement en profondeur aux autres stations.

Candacia, bien que peu abondant, a une distribution qui s'apparente plus à celle d'Acartia. Les densités les plus fortes sont observées aux zones A, B, C, D (de 1 à 5 individus/ m^3) et l'espèce est localisée dans les niveaux profonds ; elle décroît d'abondance aux zones E et F. A l'inverse, Centropages chierchiae présente une distribution verticale avec des individus plus abondants en surface et les densités croissent respectivement aux zones E et F à 5 et 15 individus/ m^3 .

- Variations circadiennes

Les variations circadiennes de distribution verticale des taxons sont analysées à partir des variations du pourcentage moyen (rapport de la somme des effectifs prélevés à une profondeur donnée au total des effectifs prélevés) des individus suivant la zone, la profondeur et l'alternance jour/nuit. Excepté Pleuromamma, les augmentations significatives d'abondance dans les prélèvements nocturnes en surface ne sont pas observées avec la même fréquence pour les taxons pris en compte.

Cette analyse conduit à séparer quatre groupes d'organismes qui représentent chacun un type moyen de distribution verticale (figure 3). Ces quatre groupes sont constitués des genres suivants :

- . Pleuromamma, Candacia, Euchaeta
- . Centropages
- . Oncaea, Temora, Oithona, Corycaeus
- . Acartia et Calanus.

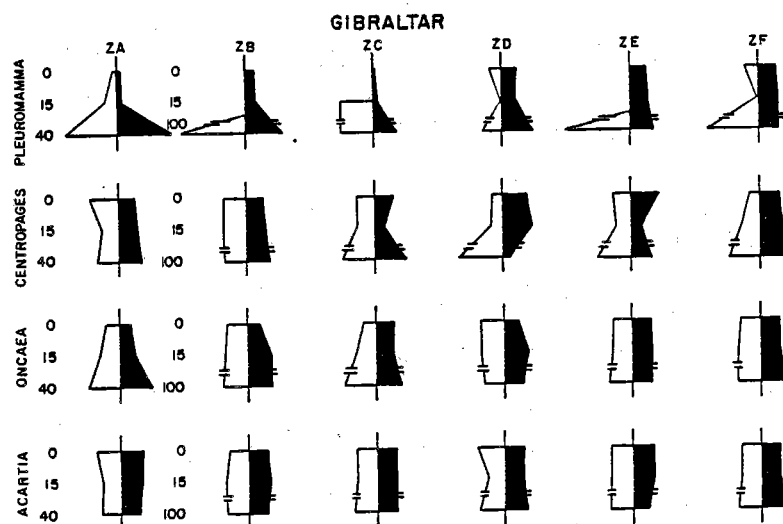


Figure 3 : Variations nyctémérales de la fréquence moyenne des individus de quatre taxons Pleuromamma spp, Centropages sp, Oncaea sp, Acartia sp, aux six zones de prélèvement de la campagne "GIBRALTAR".

Les deux premiers groupes présentent un comportement de migration nycthémérale plus ou moins marqué, les deux suivants non.

Pleuromamma est localisé en profondeur. Les individus ne sont présents en surface de jour que très rarement et en très petit nombre. La nuit, en revanche, ces individus sont capturés plus fréquemment, dans les couches superficielles. On observe ainsi une homogénéisation nocturne de la distribution verticale de Pleuromamma avec augmentation du nombre d'individus dans les niveaux superficiels. Ceci correspond à une migration nycthémérale. Ce comportement, peu marqué en zone côtière (A, B, C), est plus marqué dans les zones du large D, E, F (figure 3). Ces migrations ne sont effectuées que par une partie des Pleuromamma qui sont toujours observés dans les pêches profondes nocturnes. Ce genre est représenté essentiellement par P. borealis, les autres espèces n'étant représentées que par de très rares individus. Cependant, la migration nycthémérale n'est pas le fait d'une seule espèce du genre. Toutes montrent le même comportement.

Deux autres genres, Candacia et Euchaeta, ont une distribution verticale qui se rattache à celle de Pleuromamma. Candacia présente un maximum d'abondance en profondeur de jour comme Pleuromamma. Les différences d'abondance entre le fond et la surface sont moins importantes pour Euchaeta que dans le cas du genre précédent. De même, pour ces deux genres, les migrations nycthémérales apparaissent de manière plus représentative en zones E et F.

Centropages présente une variation composite de la distribution verticale. De jour, il est plus abondant en profondeur qu'en surface (zones C, D, E, F). Cette distribution très nette au large diminue à la côte où elle s'homogénéise (zones A, B). Pour la plupart des zones, la distribution nocturne montre une répartition plus homogène sur la tranche d'eau que le jour, excepté en zone D où l'augmentation d'abondance en surface correspond à une migration nycthémérale.

Les autres groupes ne présentent pas de variations de distribution suivant le rythme circadien. Oncaea (figure 3), de même que Temora, Oithona et Corycaeus paraissent plus abondants en profondeur aux zones A, B, C ;

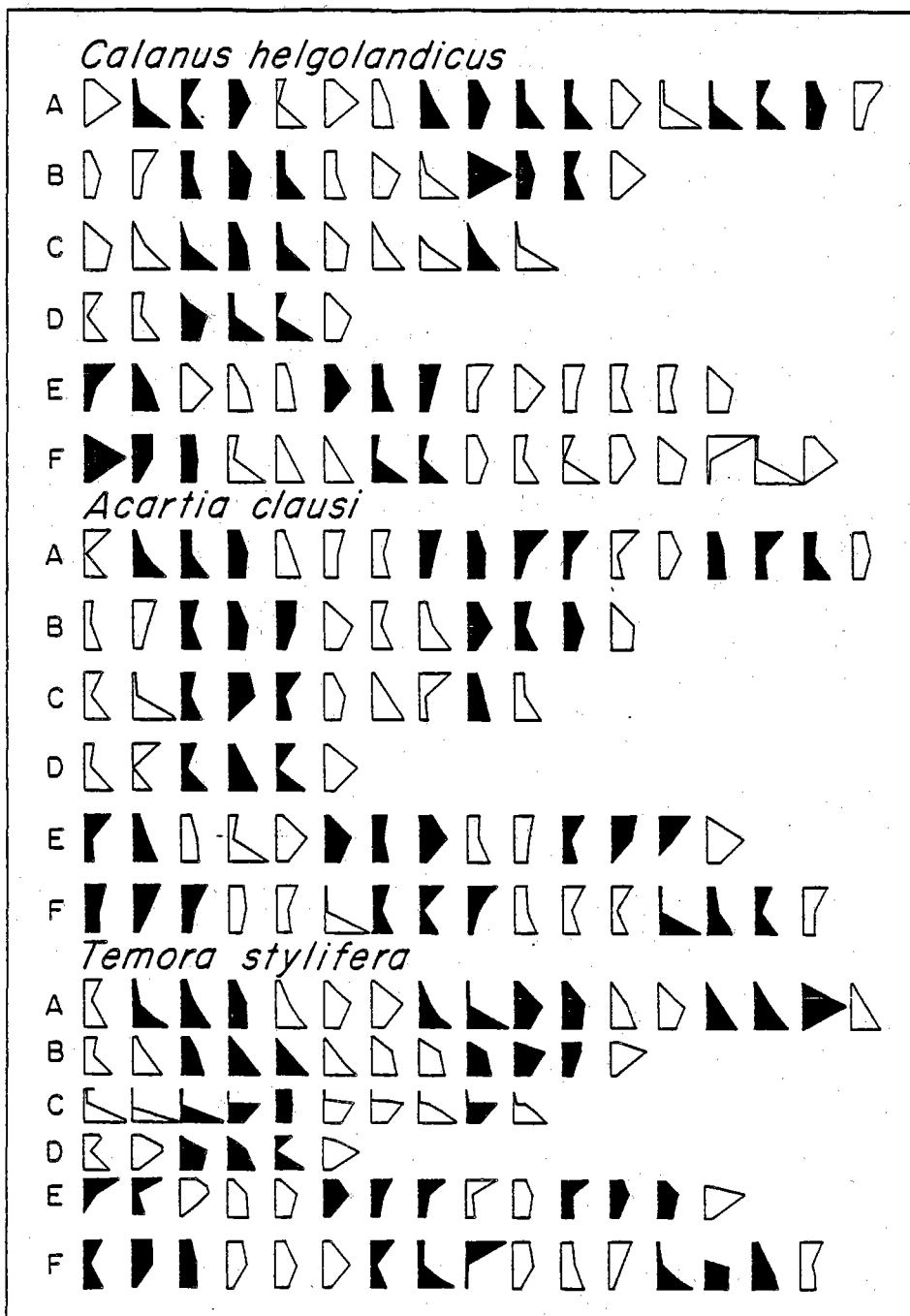


Figure 4 : Variations à petite échelle temporelle de la distribution verticale de Calanus helgolandicus, Acartia clausi et Temora spp., aux six zones de prélèvements de la campagne "GIBRALTAR".

leur distribution est homogène au-delà du plateau continental (zones D, E, F). Acartia paraît plus abondant en surface tandis que Calanus ne montre aucune particularité.

- Variabilité journalière

Différents lissages, moyennes d'effectifs après transformation logarithmique, pourcentages de représentations, ont été utilisés pour définir les grands traits de la distribution spatiale. Cette technique masque une grande part de la variabilité à petite échelle, qui ne doit pas être oubliée pour autant.

Chaque zone d'observation correspond à une série de prélèvements horizontaux du fond à la surface (0, 15, 40 m) réalisés toutes les deux à quatre heures pendant une durée de 24 à 48 heures. Suivant la technique précédente classique, la distribution verticale est illustrée par la représentation de la proportion d'individus prélevés à chaque profondeur en fonction des heures successives de pêches ; les prélèvements nocturnes sont grisés (figures 4, 5, 6). Trois espèces seulement sont représentées, Calanus helgolandicus, Acartia clausi, Temora spp., correspondant aux groupes de distributions verticales précédemment définis, sans illustrer le cas de variations nycthémerales très net observé pour le premier groupe. L'on peut bien sûr retrouver les tendances précédemment analysées, par exemple la présence en surface plus fréquente de Temora spp. Cependant, un trait majeur ressort de cette illustration : l'hétérogénéité spatiale (verticale) et temporelle à petite échelle de la distribution des populations. Chacune présente toujours un effectif mieux représenté à une profondeur particulière. Cette profondeur varie dans le temps.

L'origine de cette variation n'est pas à rechercher dans un rythme circadien de migration, comme le met en évidence l'analyse précédente. Elle n'est pas liée non plus à la structure hydrologique à petite échelle. Pour la station côtière en zone A par exemple, des variations à petite échelle ont été observées. La structure verticale est conservée, marquée par un gradient principal autour de 40 m, et une couche superficielle homogène en température et salinité (figure 7). Cependant, la température (15,00 à 16,10° C) et la salinité (35,70 à 36,10), observées pendant les

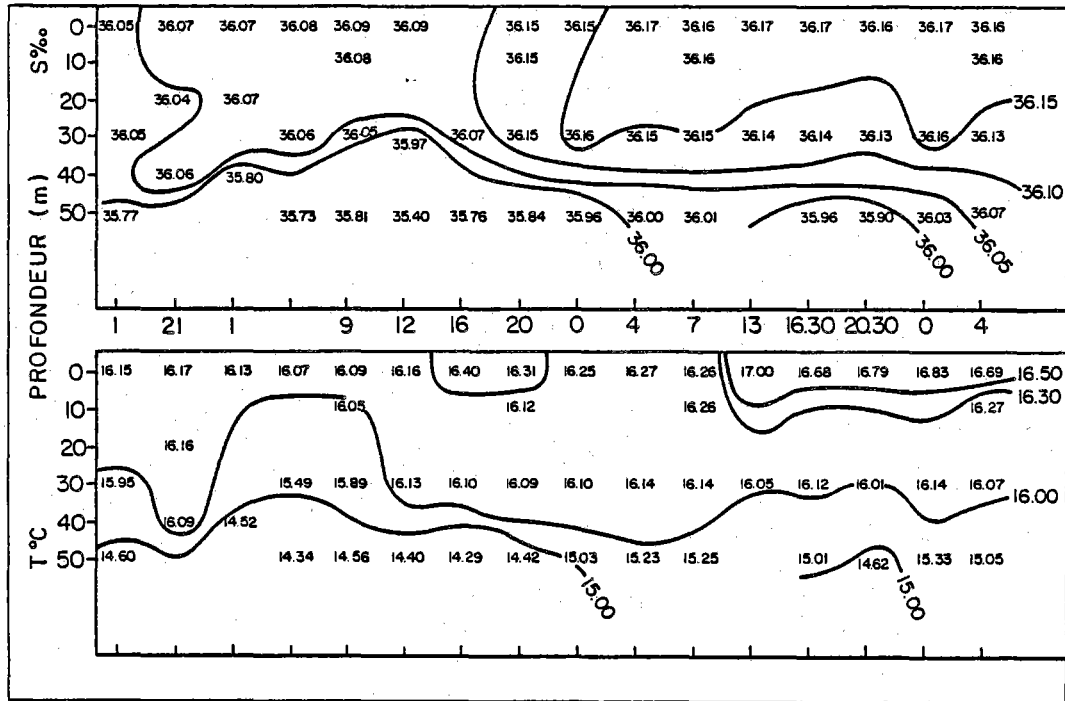


Figure 5 : Variations toutes les 4 heures en point fixe de la salinité (a) et de la température (b). Zone côtière A, campagne "GIBRALTAR".

premières 24 heures, augmentent ($0,5^{\circ}\text{C}$ et $0,10$ à $0,15\text{ g.kg}^{-1}$) principalement en surface, entraînant un accroissement du gradient vertical thermo-halin pendant la deuxième période d'observation. Il faut souligner enfin que la part d'advection possible dans ces variations est pour partie lissée par le traitement adopté. La stratégie d'échantillonnage (stations distantes de quelques dizaines de kilomètres, réalisées successivement) ne permet pas non plus d'apprécier l'hétérogénéité horizontale à petite échelle. Cependant, les variations des effectifs bruts, de l'ordre de 1 à 2, ne révèlent pas non plus de tendances particulières de variations, dans le temps, sur la verticale ou en croisant ces deux sources de variations.

Enfin, l'hétérogénéité taxonomique des catégories utilisées pour cette analyse ne peut guère être incriminée. Temora spp. regroupe deux espèces dont la distribution géographique très localisée n'autorise que peu de coïncidences spatiales (cf. Analyse, annexe 7).

De même, si Calanus helgolandicus regroupe les stades copépodites âgés (4 et 5) avec les adultes, ces derniers sont toujours en faible proportion et il n'y a pas d'évidence rencontrée pour cette région de différence de distribution conduisant à séparer les stades C4 et C5 mais plutôt à les traiter en termes de cohortes.

Ces observations conduisent à admettre l'hypothèse que la distribution verticale résulte d'un processus dynamique. Moyennée dans le temps, elle peut faire apparaître une profondeur préférentielle de localisation, caractéristique qui procéderait d'une série de déplacements à faible échelle spatiale et temporelle.

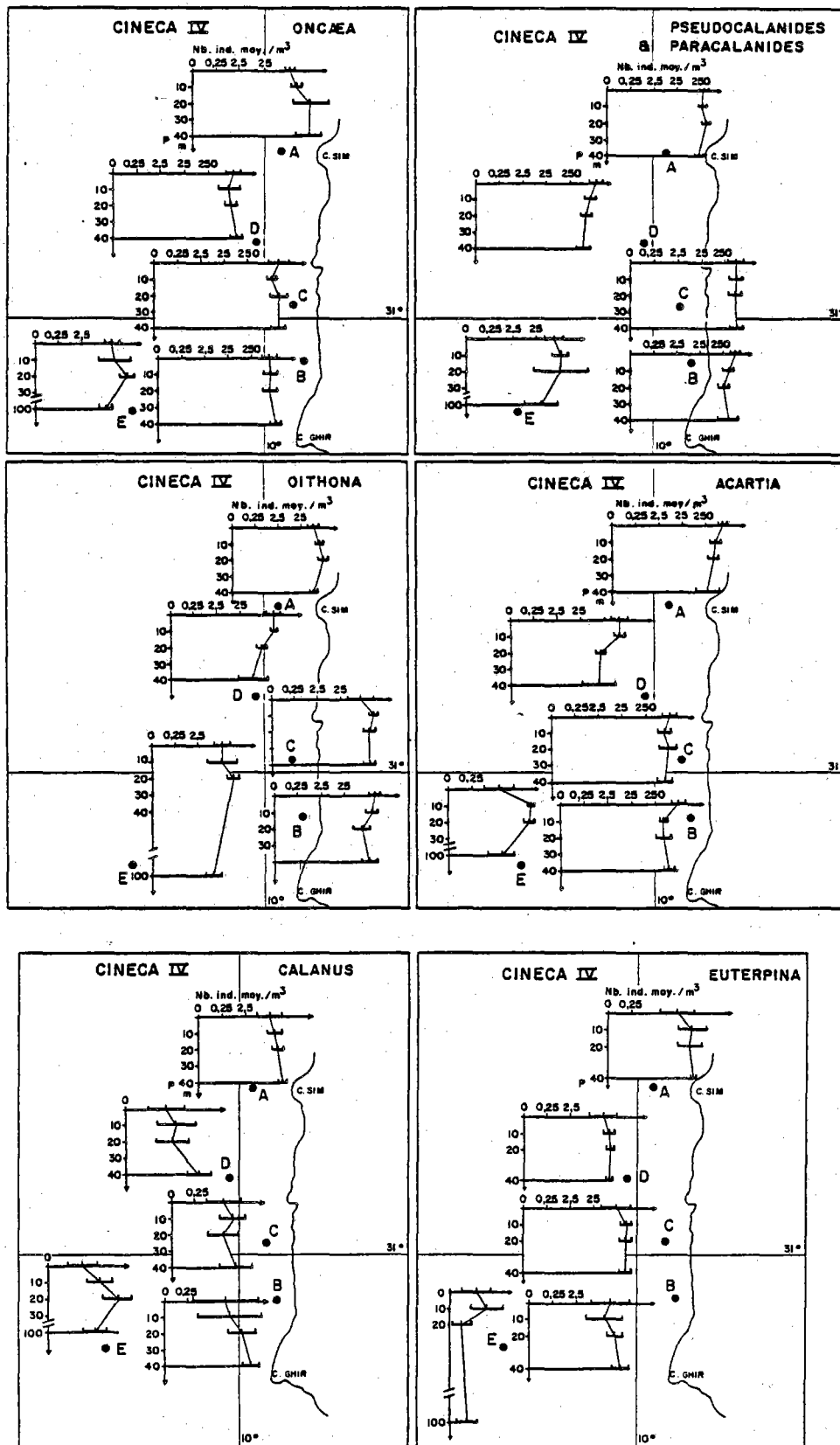
2.1.2 - Région marocaine, campagne "CINECA IV"

- Zonation horizontale

Une analyse similaire est réalisée pour l'écosystème côtier du Cap Sim au Cap Ghir. Dans cette région, les stations de prélèvements ont été réalisées pour la plupart près de la côte sur des fonds de 40 à 50 m. Une seule série de stations plus au large (zone E) a été effectuée en conséquence. La distribution spatiale apparaît beaucoup plus homogène que celle observée en région Nord-mauritanienne lors de "GIBRALTAR".

Le caractère principal est la diminution d'abondance plus ou moins marquée suivant les genres en zone E du large. Oncaea, Acartia et Oithona ont une distribution identique : l'abondance décroît de 2 500 individus/m³ dans la région côtière à 80 individus/m³ en zone E (figure 8). Cette décroissance est très marquée pour Euterpina qui passe de 40 individus/m³ (zone C la plus riche 250 individus/m³) à 0,25 individu/m³ au large (figure 6).

A cette échelle d'analyse, les Pseudo- et Paracalanidae (figure 8) et Calanus (figure 9) ne présentent pas une variation côte - large aussi différenciée qu'Euterpina. Calanus se sépare également par une plus grande variabilité à petite échelle (cf. amplitude des écarts-types, figure 9) des effectifs et une tendance, bien que statistiquement non significative à l'augmentation en profondeur.



Figures 6 et 7 : Campagnes "CINECA IV": Variations du nombre d'individus par mètre-cube (n/m^3) en fonction de la profondeur et de la position géographique des séries de prélèvements (moyenne et écart type suivant une échelle logarithmique).

- Variations circadiennes

De même, la distribution verticale et ses variations nyctémérales temporelles apparaissent similaires à celles analysées précédemment pour la campagne "GIBRALTAR", avec des comportements propres à Euchaeta (figure 10) et Pleuromamma. En proportion, plus abondants le jour en profondeur, ces individus sont mieux représentés dans les niveaux de surface la nuit. Ces migrations nyctémérales sont nettes aux zones A, C, D et E. Candacia présente un comportement voisin ; cependant, les migrations nyctémérales ne sont nettement mises en évidence que pour les zones A, C et D (figure 10). Les Oncaea enfin sont l'exemple du genre de distribution verticale moyenne homogène, comme Acartia.

La variabilité temporelle des distributions verticales est similaire à celle observée en région mauritanienne. Il ne paraît pas nécessaire ici d'alourdir cette analyse d'une suite de graphique.

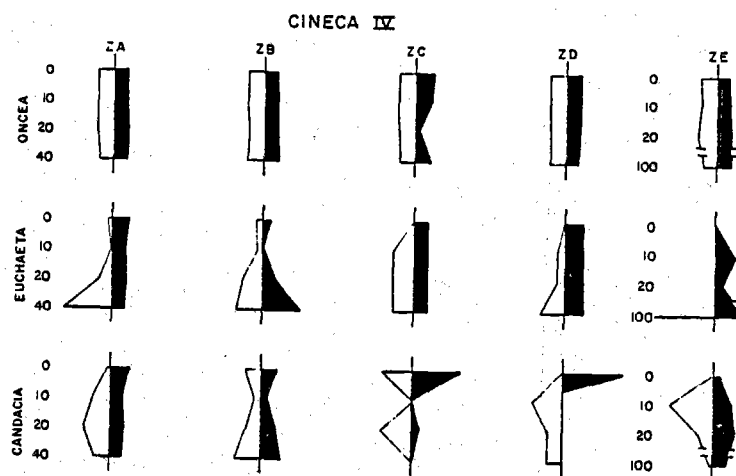


Figure 8 : Distribution verticale et variations nyctémérales de la fréquence moyenne des individus de trois taxons Oncaea sp, Euchaeta sp, Candacia spp, en cinq zones de prélèvement de la campagne "CINECA IV".

2.1.3 - Zonation des populations et maintien de la localisation spatiale

L'analyse globale des séries d'observations conduit à dégager les traits principaux de la distribution spatiale :

- Il existe un gradient d'abondance croissant du large vers la côte.
- La distribution verticale des individus varie suivant l'espèce et sa présence à la côte ou au large.

Ce deuxième point regroupe des manifestations de natures différentes. On peut distinguer les taxons suivant qu'ils présentent un comportement de migration verticale nyctémérale (Pleuromamma, Candacia, Euchaeta, Centropages) ou non. Pour l'ensemble de ces catégories, les caractéristiques varient entre la côte et le large. Pour les premiers, la migration nyctémérale, fortement marquée au large, ne concerne qu'une partie de la population (Pleuromamma, Euchaeta) ou disparaît (Centropages) sur le plateau continental. Pour les secondes, la distribution verticale (jusqu'à 40 m sur le plateau continental, jusqu'à 100 m au-delà) apparaît homogène dans les zones où sont rencontrés les effectifs maximaux pour chaque population. Une tendance à une localisation plus profonde est observée en dehors (cf. en particulier la région Nord-mauritanienne, campagne "GIBRALTAR").

Cette analyse présente plusieurs points d'intérêts. Les principales sources de variations liées au temps et à l'espèce sont mises en relief et elle permet de les visualiser suivant ces deux dimensions. Elle montre les limites de signification des différents lissages (moyennes ou proportions, dans le temps ou dans l'espace) et fait ressortir la part de variabilité existant à petite échelle. Cette dernière traduit probablement une composante dynamique reliant, au travers du comportement des individus, le temps et l'espace.

L'analyse en composantes principales (ACP) a été alors utilisée pour classer par ordre d'importance la part de variation des compositions faunistiques dans le temps et dans l'espace et interpréter dans les différences de structures observées la nature des interactions entre ces deux

dimensions. Cette analyse a été menée pour les observations réalisées en zone de résurgence nord mauritanienne (campagne "GIBRALTAR"). La méthode, la nature des données et les résultats obtenus ont fait l'objet d'une publication (annexe 7). Seuls les points principaux qui concernent la structure spatio-temporelle de la répartition des individus et les comportements qui permettent le maintien de cette structure sont résumés ici. Les prélèvements ont été réalisés en six zones A, B, C, D, E et F de la côte à la rupture de pente du plateau continental (cf. figure 1). A chaque zone, les pêches sont répétées périodiquement toutes les 4 heures pendant 72 à 96 heures, à trois profondeurs du fond à la surface. Le point de référence est fixé géographiquement pour les cinq premières zones ; la sixième est définie par le parcours d'une bouée dérivant avec la masse d'eau de surface. Les abondances de douze genres (représentés principalement par une seule espèce) de copépodes sont utilisées comme variable. L'analyse en composante principale conduit à définir une structure spatio-temporelle de répartition des populations et à mettre en évidence des comportements différents des individus suivant les populations et les zones d'observations.

- Caractéristiques spatio-temporelles de la répartition
des copépodes (région d'upwelling du Sahara occidental)

Le premier axe de l'analyse extrait 60,9 % de l'inertie totale. Il groupe tous les prélèvements d'un même côté soulignant qu'ils ont tous globalement la même composition faunistique par rapport aux espèces qui contribuent le plus à la définition de ce premier axe.

Le deuxième axe (pourcentage d'inertie extrait : 11,5 %) partage l'ensemble des prélèvements en deux groupes (figure 9) suivant qu'ils ont été réalisés à la côte (A, B, C, D) ou au large (E, F). Les trois taxons qui engendrent principalement cette répartition sont d'une part, Candacia (contribution à l'inertie de l'axe II : 22,1 %) qui est plus abondant aux quatre zones A, B, C, D ; d'autre part, Oithona et Clausocalanus (somme des contributions : 37,6 %), mieux représentés aux zones e et F.

Le troisième axe extrait 6,7 % de l'inertie totale. Il discrimine les prélèvements effectués de jour de ceux réalisés la nuit (figure 9). Cette

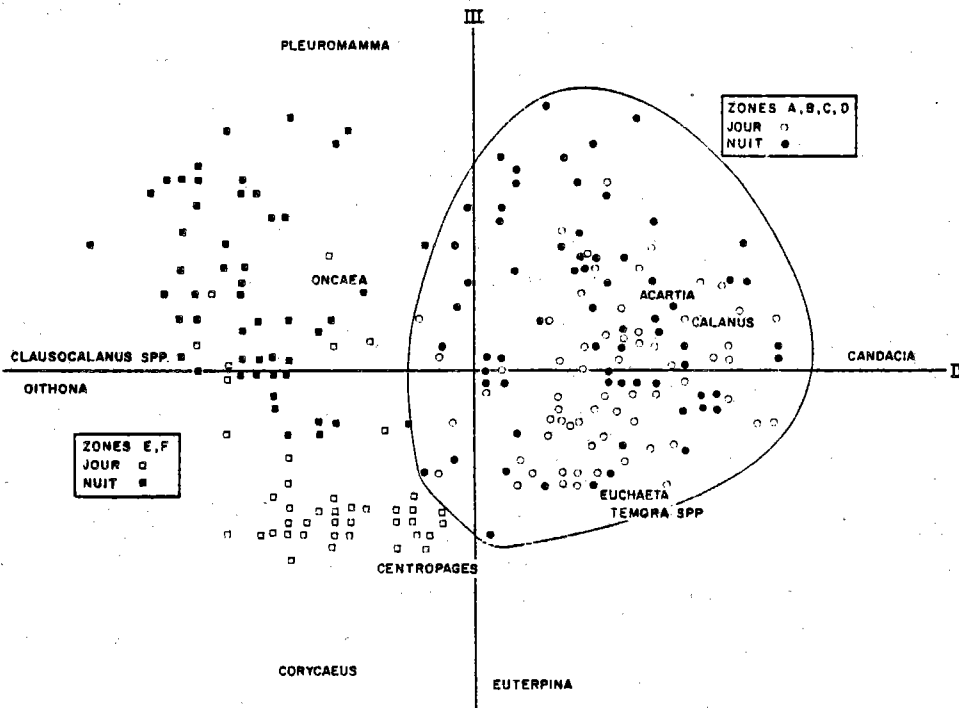


Figure 9 - Projection dans le plan des deuxième et troisième composantes montrant la distinction entre stations côtières A, B, C, D (point rond) et du large E, F (carré) suivant la composition faunistique. La distinction des prélèvements de jour (blanc) et de nuit (noir) est due principalement aux variations de Pleuromamma (axes III).

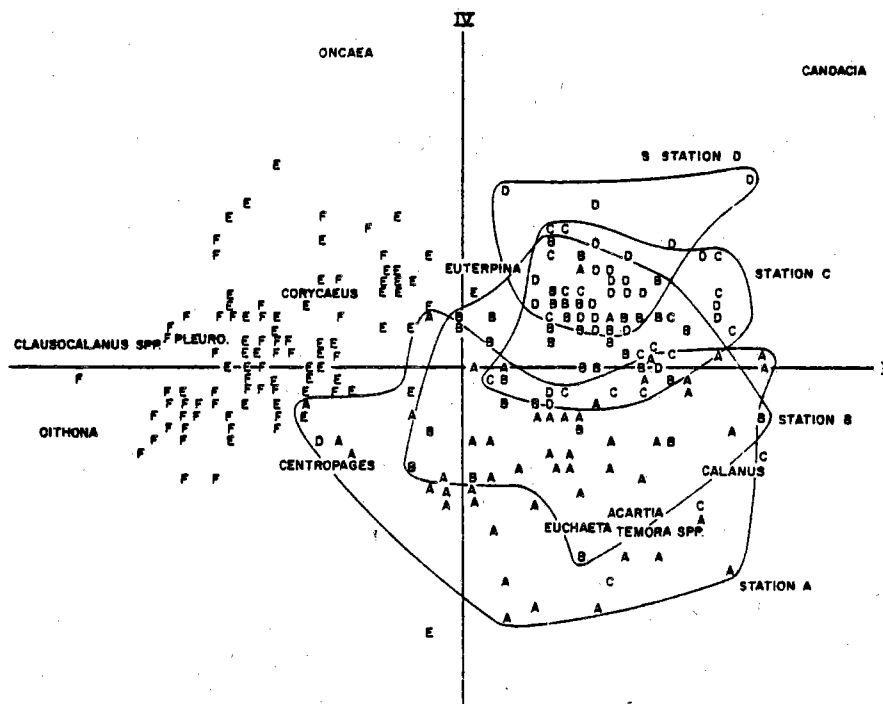


Figure 10 - Définition des stations A, B, C, D suivant la décroissance des Centropages et l'augmentation d'Oncaea.

distinction est particulièrement nette pour les zones E et F (région du large du Cap Corveiro), et moins apparente dans les zones A, B, C et D. Cependant, pour ce deuxième groupe, la séparation est mieux marquée dans les points plus au large (B, D) qu'aux stations proches de la côte (A, C). Les genres qui déterminent cette différence entre le jour et la nuit sont, du côté positif de l'axe III, Pleuromamma (contribution à l'inertie du troisième axe : 54,0 %), plus abondant dans les prélèvements de nuit que dans ceux de jour, et à l'opposé, Corycaeus et Euterpina (somme des contributions : 31,3 %), dont les effectifs décroissent avec la nuit. Le troisième axe met également en évidence des différences d'abondance entre les trois profondeurs de pêche (plus élevée en profondeur) ; celles-ci sont plus nettes en E et F qu'aux points A, B, C et D. Dans le groupe des quatre zones A, B, C et D défini par l'axe II, une classification dans cet ordre est révélée par le quatrième axe (pourcentage d'inertie extrait : 4,2 % (figure 10). Elle est due principalement à Candacia (contribution à l'inertie de l'axe IV : 20,2 %) qui apparaît ainsi plus abondant en D (zone la plus au sud-ouest) et décroît progressivement en C, B, A. Opposés à Candacia sur l'axe IV, Acartia, Euchaeta et Temora spp. (contribution totale : 19,1 %) présentent un gradient inverse : leurs effectifs diminuent de A vers D. Dans l'autre groupe de prélèvements mis en évidence par l'axe II (zones E et F), le taxon Oncaea (contribution à l'inertie de l'axe IV : 47,0 %) discrimine les prélèvements réalisés en E de ceux du point F. Oncaea est plus abondant en E.

Des analyses similaires pour chacune des différentes zones mettent en évidence les variations à petite échelle (stratification verticale, opposition jour-nuit, ...) propres à chacune. Elles ne sont pas détaillées ici (annexe 7). En revanche, dans le cas des zones E et F, la comparaison des structures de distribution obtenues à partir de deux stratégies distinctes d'échantillonnage permet de définir les comportements autorisant le maintien de la localisation.

Pour la zone E (figure 11), les deuxième et troisième axes extraient 6,4 % et 3,6 %, soit 10 % de l'inertie totale. L'axe II sépare l'ensemble des prélèvements en deux groupes bien distincts : du côté négatif, les prélèvements effectués de jour, du côté positif ceux réalisés la nuit. Cette distinction est engendrée essentiellement par Pleuromamma (contribution à l'inertie de l'axe II : 72,4 %), qui est beaucoup plus abondant dans les prélèvements de nuit que dans ceux de jour.

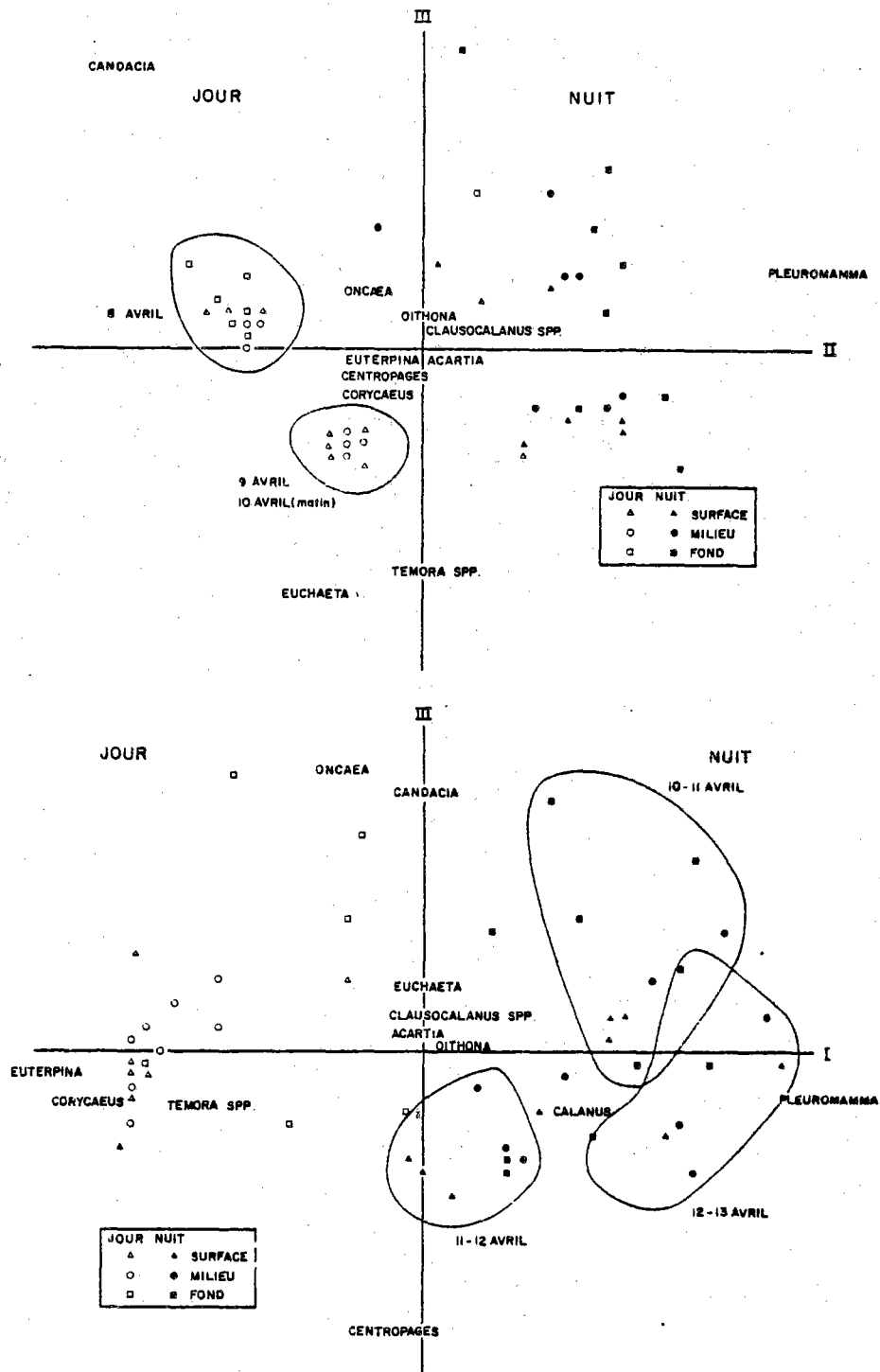


Figure 11 - Comparaison du plan dual (axe II - axe III) des analyses en composantes principales particulières aux zones E (en haut) et F (en bas). Les résultats sont inversés : au point fixe E, peuplement de nuit homogène, partition des jours successifs d'observations. Suivant la bouée dérivante F, partition des trois nuits successives d'observations tandis que, cette fois le peuplement de jour est homogène.

Un autre genre participe à cette séparation, mais pour une moindre part, il s'agit de Candacia (contribution : 19,2 %), dont le comportement est inverse de celui de Pleuromamma : il caractérise beaucoup mieux les prélèvements diurnes que ceux de nuit. Dans le groupe des prélèvements de nuit, l'axe II détermine une stratification verticale, due au fait que Pleuromamma se trouve plus abondant en profondeur qu'aux niveaux superficiels. Quant aux prélèvements de jour, ils se séparent en deux groupes selon l'axe III : d'un côté, les niveaux surface et intermédiaire des prélèvements du 8 avril, de l'autre les mêmes niveaux pour les prélèvements du 9 avril et du matin du 10 avril. Cette distinction est attribuable, d'une part, à Euchaeta et Temora spp. (somme des contributions à l'inertie de l'axe III : 32,2 %) dont l'abondance est nettement plus marquée les 9 et 10 avril, d'autre part à Candacia (contribution : 46,1 %), qui a des effectifs beaucoup plus importants le 8 avril que les jours suivants. Une telle différenciation ne se produit pas pour les niveaux de profondeur ; ils apparaissent très groupés, ce qui signifie qu'ils gardent une composition faunistique stable au cours du temps. Aucune distinction de cet ordre n'est mise en évidence sur le plan factoriel pour les prélèvements nocturnes.

Pour la zone F, contrairement aux zones précédentes, les prélèvements n'ont pas été effectués par rapport à un point géographique fixe mais suivant la dérive superficielle des masses d'eau marquée par une bouée. Le deuxième axe extrait 13,0 % de l'inertie totale. Il sépare les prélèvements de jour de ceux effectués la nuit (figure 11). Cela est dû principalement, d'une part à Pleuromamma (contribution à l'inertie de l'axe II : 64,6 %, dont les effectifs sont plus élevés la nuit que le jour, et d'autre part, à Euterpina (contribution : 14,1 %) qui a un comportement inverse.

Considérons les prélèvements de jour ; le troisième axe (pourcentage d'inertie extrait 4,0 %) les ordonne suivant une stratification verticale. Du côté négatif, on trouve les mesures de surface et niveaux intermédiaires, enfin du côté positif, les prélèvements de fond. Il faut remarquer l'homogénéité de composition faunistique des prélèvements de surface et de 15 m, très groupés tandis que ceux du fond sont très dispersés. Cette répartition est engendrée, du côté négatif, par Centropages (contribution à l'inertie de l'axe III : 24,4 %) qui caractérise ainsi les niveaux superficiels (figure 11), et du côté positif, par Oncaea et Candacia (somme des

contributions : 48,7 %) dont la présence est plus marquée au fond. Les prélèvements réalisés de nuit se répartissent dans le plan II-III en fonction de la date. On distingue ainsi entre elles les trois nuits successives. Cette hétérogénéité est introduite par les différences de composition faunistique des peuplements : abondance moindre des *Pleuromamma* la nuit du 11 au 12 avril que les nuits des 10-11 et 12-13 avril. Pour ces deux dernières séries, c'est l'abondance respective de *Candacia* ou de *Centropages* qui introduit la discrimination.

- Comportement permettant le maintien de la localisation

L'étude comparée des structures spatio-temporelles de la distribution des organismes aux zones E et F permet de mettre en évidence le comportement de résistance à la dispersion par les courants. Ces deux zones présentent des caractéristiques inverses qui traduisent l'influence du protocole d'échantillonnage sur les deux descriptions obtenues d'une même distribution des organismes.

La zone E présente trois caractéristiques principales :

- . variations à petite échelle temporelle de la composition des peuplements suivant le rythme jour-nuit,
- . distinction des prélèvements de surface et intermédiaire correspondant à deux jours consécutifs d'observations,
- . homogénéité durant toute la période de mesure de la composition faunistique des prélèvements de fond le jour.

La zone F présente les mêmes distinctions entre les prélèvements de jour et de nuit. Cependant, à l'inverse de la zone E, ce sont les observations de jour en surface et au niveau intermédiaire qui sont très homogènes, tandis que les prélèvements de profondeur montrent une grande hétérogénéité. On constate cette fois une discrimination entre les prélèvements des trois nuits consécutives d'observation (figure 11).

En zone E, de jour, l'hétérogénéité des prélèvements de surface et intermédiaire traduit les variations de leur composition faunistique liées

à la dérive de la tranche d'eau superficielle, tandis que les prélèvements de la couche de fond, référence du point fixe, sont homogènes. Cette interprétation est confirmée par les résultats en zone F, où le phénomène inverse est observé : les prélèvements dans la tranche d'eau superficielle de jour, référence cette fois du point fixe, sont homogènes tandis que ceux du fond présentent des variations. Le groupement des prélèvements effectués de nuit confirme cette interprétation. En zone E, on ne distingue pas les nuits successives entre elles parce que la population de *Pleuromamma* localisée sur le fond ne varie pas au cours de la période d'observation et présente des migrations nycthémerales de même intensité. En revanche, en zone F, la dérive par rapport au fond entraîne une discrimination entre les nuits successives de prélèvement correspondant à une variation spatiale d'abondance de *Pleuromamma*.

L'analyse des prélèvements effectués sur le trajet de la bouée dérivante montre que la composition faunistique du peuplement de la masse d'eau superficielle échantillonnée reste stable (zone F, figure 11), surtout de jour où il n'y a pas contamination de ces populations par les animaux de profondeur migrant. A l'inverse, en zone E, la variation de composition faunistique des niveaux superficiels observée, correspondant à deux journées successives, permet de caractériser les masses d'eau qui défilent en un point fixe géographique.

Ainsi à quelques milles nautiques de distance, pour une même distribution des individus, le changement de tactique d'échantillonnage conduit à obtenir deux images distinctes, descriptives d'un même type de distribution. La comparaison de ces deux images permet de mettre en évidence un premier mécanisme d'échappement de certains organismes à la force d'entraînement des courants de dérive : c'est la migration nycthémerale.

Les animaux qui migrent de nuit dans la tranche superficielle sont entraînés par le courant de dérive nord-est sud-ouest marqué par la bouée dérivante. D'après la vitesse moyenne de transport de cette bouée et pour un stage nocturne en surface d'une durée de 10 heures (coucher-lever du soleil) au moment des prélèvements, ils parcourent ainsi 5 kilomètres. Au matin, la migration en profondeur (débuté en général 1 heure avant le lever du soleil) leur permet d'échapper à cette dérive. Cette interprétation est

confirmée par l'observation de populations de profondeurs bien définies et distinctes d'un jour à l'autre suivant le parcours de la bouée dérivante, qui correspond à une distance moyenne de 7 kilomètres parcourue en une journée de 14 heures. Il faut également remarquer en faveur de ce raisonnement que, dans les périodes d'upwelling actif, le retour en profondeur amènerait les individus au contact d'un courant portant à la côte qui les rapproche de leur point de départ. Enfin, les observations, dans la tranche superficielle en point fixe à la station E, indiquent également un diamètre moyen de 10 kilomètres pour un type de population donné.

Ce comportement concerne plus particulièrement les catégories telles que Pleuromamma, Candacia et Euchaeta, capables de migration sur de grandes profondeurs. Cependant, des catégories de petites tailles, telles que Euterpina et Corycaeus de ces prélèvements, présentent également une augmentation diurne de leur abondance qui peut traduire un changement de localisation bathymétrique. Bien que de moindre amplitude que la migration précédemment analysée, cet autre comportement pourrait aboutir au même résultat de localisation géographique maintenue. Dans le même ordre d'idée, l'accumulation des individus par changement périodique de localisation pour se maintenir en dessous d'un fort courant de marée (TRINAST, 1975) ou à l'abri d'un courant côtier (ALLDREDGE, HAMMER, 1980) est déjà connue. D'après les résultats analysés, le comportement d'Euterpina, Corycaeus et Temora aurait un effet similaire. Pour ce qui concerne Acartia et Oncaea, catégories les plus abondantes dans tous les prélèvements de la région étudiée, aucun comportement particulier n'est mis en évidence autre que la conservation des abondances. Ceci doit être tempéré par le fait que les analyses propres aux zones A, B, C, D, plus côtières, ne montrent pas de structure similaire à celle de la zone E, ce qui laisse penser que les dérives superficielles côte-large y sont faibles au moment de nos observations. Cependant, de tels courants de dérive ont été observés plus près de la côte au cours d'autres campagnes (CINECA V, annexe 3).

- Résumé - Conclusions

Outre l'identité faunistique des peuplements, la distribution géographique des copépodes en zones d'upwelling nord-ouest africaines présente des caractéristiques conservatrices qui suggèrent l'existence de comportement permettant le maintien de la localisation.

Ces caractéristiques concernent pour l'ensemble de ces régions la répartition avec exclusion réciproque des deux espèces Temora longicornis et T. stylifera. Au niveau du peuplement des côtes du Sahara occidental (Cap Corveiro - Cap Blanc), l'analyse en composantes principales permet d'établir les structures spatio-temporelles de sa distribution. La principale caractéristique est l'homogénéité de la composition faunistique quantitative marquée par l'abondance dominante d'Acartia et d'Oncaea, et conservée sur toute la région étudiée. L'existence de variations temporelles modifie cette structure de manière rythmée. Elles sont dues aux migrations nycthémerales. Ces premiers résultats confirment les descriptions plus générales déjà établies pour les upwellings côtiers nord-ouest africains. La robustesse de cette structure est confirmée par des analyses séparées pour chaque station. Les mêmes caractéristiques sont décrites. Pour chaque cas d'analyse, les différences suivant le rythme nycthémeral sont définies dans le plan dual des deuxième et troisième composantes. L'analyse des types de distribution spatio-temporelles ainsi définies pour les stations E et F montre que l'on obtient deux descriptions différentes d'une même distribution. Les différences sont dues à la modification de la tactique d'échantillonnage (référence spatiale prise par rapport à un point fixe géographique ou une dérive superficielle).

La comparaison de ces deux images montre le rôle du comportement migratoire dans la conservation de la localisation de certains taxons. La migration nycthémerale (Pleuromamma, Candacia, Euchaeta), qui entraîne les individus vers le fond de jour, leur permet d'échapper à l'entraînement vers le large par les courants superficiels : ils peuvent, en période d'upwelling notamment, rencontrer des courants profonds qui les rapprochent de leur point de départ.

La variation sur quelques heures de la localisation bathymétrique d'autres groupes (Euterpina, Corycaeus, Temora), discutée en fonction des connaissances sur les réactions d'évitement des courants d'Acartia clausi, conduit à supposer des comportements similaires autorisant la conservation de la localisation pour ces individus.

2.2 - Résurgence côtière portugaise

Cette analyse de l'upwelling portugais comporte trois motivations principales :

- la nécessité de vérifier l'influence à moyenne échelle des structures hydrologiques sur la distribution des populations de copépodes,

- la possibilité de comparer les caractéristiques issues d'un même processus dynamique de résurgence côtière pour une région différent par sa latitude plus élevée et les caractéristiques biologiques des masses d'eaux océaniques qui la bordent,

- C'était enfin une occasion de définir et d'appliquer une stratégie d'échantillonnage reposant sur les enseignements de l'analyse des upwellings Nord-Ouest africains.

Le mode d'étude découle de ces motivations :

- Axé sur les processus à moyenne échelle (10-100 km) pour mettre en évidence les relations entre structure hydrologique et éventuelle zonation des populations,

- Intègre les comportements à petite échelle (filets verticaux) pour limiter le temps de réalisation comme la charge en dépouillements ultérieurs,

- Aborde l'analyse des relations entre petite (= km) et moyenne échelle autorisée par la mise au point du tube-Haï pompe (cf. Méditerranée, chapitre 3.2).

2.2.1 - Matériel et méthodes

La campagne RCA I du N.O. JEAN CHARCOT a été réalisée du 28 août au 19 septembre 1981, entre la côte portugaise et 10°20W. Neuf stations, espacées de 5 à 10 milles, ont été placées sur un même parallèle à hauteur du

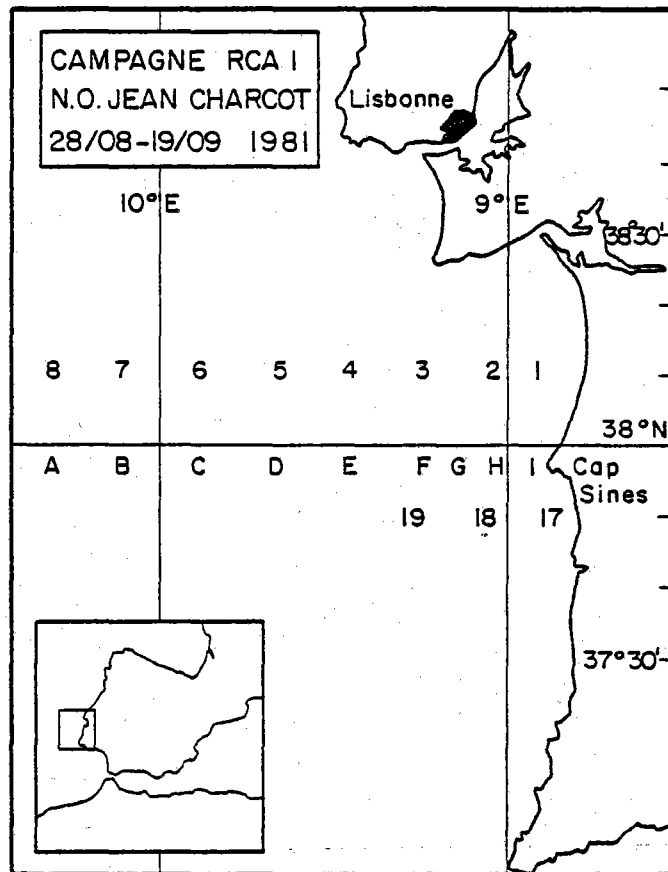


Figure 1 : Position géographique de la zone de résurgence atlantique portugaise et position des stations de prélèvements réalisés durant la campagne. Les stations 1 à 8 et 17 à 19 correspondent à des radiales supplémentaires de prospection. La radiale principale (stations de A à I) a été parcourue à 7 reprises.

Position sur la radiale cap Sines		A	B	C	D	E	F	G	H	I	
Date	31/08 au 01/09	R	1	1	1	1	1	1	1	1	
	03/09	R	—	2	2	2	2	—	2	2	
	05/09	R	—	—	3	3	3	—	3	3	
	08/09 au 09/09	R	—	4	4	4	4	—	4	4	
	11/09	R	—	—	—	—	—	5	5	5	
	13/09	R	6	6	6	6	6	6	6	6	
	16/09	R					7	7	7	7	
Radiales prospections											
	30/08 au 31/08		9	8	7	6	5	4	3	2	1
	01/09							19	18	17	

Tableau 1 : Numérotation des stations répétées de la radiale du Cap Sines.

Cap Sines (Figure 1). Cette radiale a été répétée sept fois au cours de la campagne. Les stations de prélèvements sont répertoriées suivant leur position du large vers la côte par une lettre de A à I, suivie d'un numéro d'ordre correspondant à la chronologie de réalisation (cf. tableau 1). Cette stratégie privilégie l'observation des structures suivant un gradient côte large et de leur évolution temporelle. Elle repose sur les observations préliminaires à la saison de réalisation, du rôle des régimes de vent dans la dynamique du processus de résurgence, de la distribution parallèle à la côte des structures hydrologiques (COSTE *et al.*, 1986). Les travaux réalisés et les techniques sont explicités par discipline dans un compte rendu préliminaire (Groupe MEDIPROD, 1984).

Le zooplancton a été prélevé soit par traits verticaux d'un filet WP2 de 200 μ de vide de maille, soit par profils horizontaux d'un tube-Haï pompe (BOUCHER, 1984) équipé d'un filet similaire. Pour les profils horizontaux, une pêche correspond à environ 774 m parcourus et 5 m³ filtrés.

Les pêches sont fixées au formol. Après sous-échantillonnage, de manière à ce que 500 à 1 000 individus soient comptés, les organismes sont identifiés par observation à la loupe binoculaire. Les effectifs comptés sont convertis en nombre d'individus par m³. Le niveau d'identification varie avec les groupes. Il est spécifique pour les copépodes, exceptés les Clausocalanidae, dénombrés suivant trois classes A, B et C de taille décroissante (BOUCHER, 1984). Les autres formes ont été dénombrées par groupes et par stades de développement (Euphausiacés, ...). L'analyse quantitative des résultats a conduit à regrouper certaines catégories (tableau 2).

2.2.2 - Résultats

- Hydrologie

L'analyse des coupes hydrologiques (salinité et température) et chimiques (oxygène dissous, sels nutritifs), répétées au cours de la campagne suivant une radiale perpendiculaire à la côte, met en évidence une structure spatiale stable à l'échelle côte - large. Les coupes de température, incluant les concentrations en chlorophylle a sont tracées à titre d'exemple pour les radiales 1 à 4 et 6 (figure 2). Elles présentent toutes un relèvement sensible des isothermes vers la côte. La profondeur de l'eau à 16,5° C par exemple s'élève de 50 m au large (stations A, B) à la surface en zone côtière (stations H et I). En surface, la situation au large est caractérisée par des eaux chaudes (température > 20° C) et de faibles concentrations en chlorophylle a. Elle s'oppose aux caractéristiques côtières où les eaux plus froides affleurent (16° > T < 17°) avec de fortes teneurs en chlorophylle a (> 40 mg.m³). En position géographique intermédiaire, les stations D, E et F peuvent être scindées en deux groupes suivant leur proximité du large (D et E) ou de la côte (F). Cette dernière station est située tout au long de la campagne sur la zone de gradient thermique de surface entre eau du large chaude et eaux froides côtières.

La principale évolution de ces structures, observée au cours de la campagne, concerne la position géographique de la zone de plus forte ascension des isolignes ; elle présente des oscillations. Située entre les stations D et E en début de campagne (Radiale R1, figure 2), elle se dédouble entre DE et GH (Radiale R3, figure 2) et se situe entre E et F (Radiale 6, figure 2). On observe simultanément une progression des eaux à température supérieure à 20° C vers la côte.

Ces caractéristiques physiques ainsi que les paramètres chimiques ont été analysés par COSTE et al. (1986). Ces dénivellations d'isolignes sont interprétées comme la trace d'une résurgence d'eau. En revanche, pauvreté en sels nutritifs et forte biomasse phytoplanctonique à la côte sont les marques d'une période antérieure de plus forte production. Ces auteurs interprètent les situations observées au cours de la campagne soit comme liées à la circulation générale Nord-Est Atlantique (relèvement des iso-

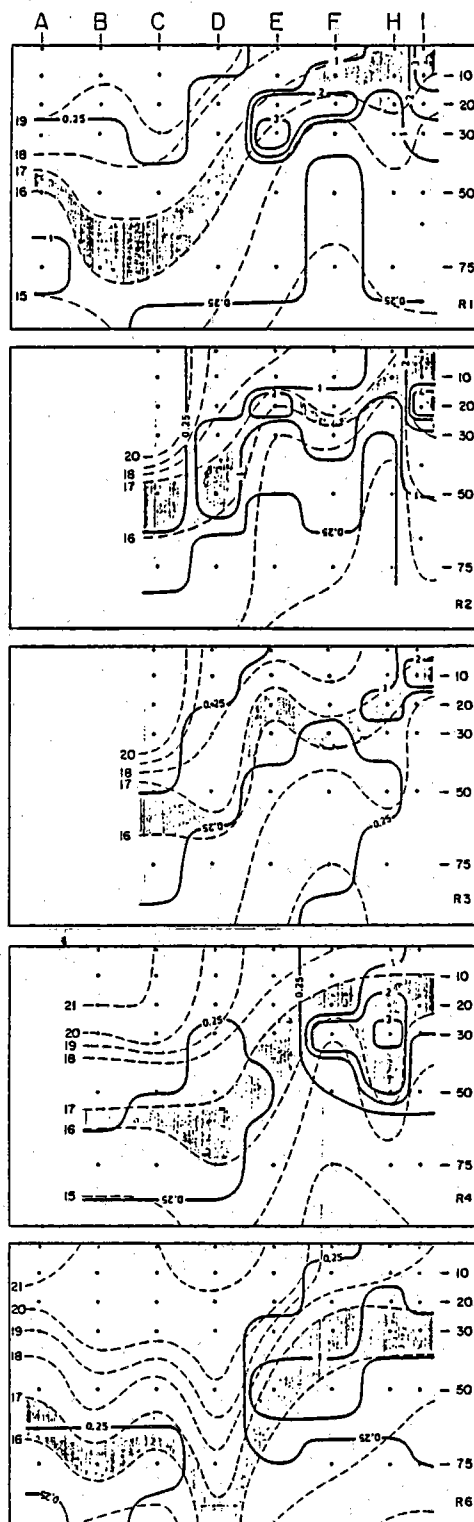


Figure 2 : Coupes hydrologiques sur le parallèle du Cap Sines des stations du large (A) à la côte (I), des radiales R1 à R4 et R6. La profondeur est indiquée à gauche de chaque coupe. Les isothermes sont tracées en pointillés, les isoconcentrations de chlorophylle a (mg.m^3) en trait épais. La position des observations est symbolisée par un point. Remontée des isothermes 16-17° vers la côte, affleurement en début de campagne, concentrations croissantes de la biomasse phytoplanctonique vers la côte, associée aux eaux à 16-17°, sont les principales caractéristiques.

plèthes sur les bords Est), soit comme une période transitoire séparant des périodes de plus grande activité de remontées d'eaux. Néanmoins, ces auteurs soulignent la persistance spatiale de ces caractéristiques au cours de la campagne, notamment pour les eaux plus profondes dont les différences entre côte et large, de relation entre salinité et paramètres chimiques (oxygène, sels nutritifs) sont expliqués par les différences d'activité biologique primaire entre ces deux zones.

- Caractéristiques faunistiques

L'inventaire de la faune fait apparaître 84 taxons dont 60 appartiennent aux copépodes (tableau 2). Il conforte les listes faunistiques établies pour cette région du Nord-Est de l'Atlantique (VIVES, 1970 et 1972). Une caractéristique principale est l'importance dans les prélèvements de populations d'affinité méditerranéenne, comme Calanus helgolandicus et Temora stylifera. Elles voisinent leur limite septentrionale de distribution géographique située dans le golfe de Gascogne (BOUCHER, 1985). Cependant, les effectifs abondants (10-20 individus.m⁻³) et la forte proportion de juvéniles (deux tiers en moyenne) indiquent une bonne implantation de ces espèces.

Parmi les autres populations, les formes dominantes (marquées d'un astérisque dans le tableau 1) ont des abondances de l'ordre de 60 à 600 ind.m⁻³ (Clausocalanus type B et C, Acartia clausi) ou de 10 à 30 ind.m⁻³ (Centropages typicus, Oithona spp., juvéniles et larves d'Euphausiacés). L'analyse spécifique détaillée des larves de crustacés et réalisée par RE (com. pers. publ. en prép.) montre la présence d'une dizaine d'espèces de décapodes et en particulier de stades de développement non encore décrits de Parthenopidae (Panopaeus africanus ?). La biomasse en poids sec varie en moyenne de 0,86 g.m⁻² (coefficient de variation 25%) au large, à 2,60 g.m⁻² (C.V. = 48 %) à la côte (RAZOULS et RAZOULS, 1983). Cette variation spatiale de biomasse, identique à celle déjà décrite pour l'hydrologie, s'accompagne d'une variation de composition faunistique des peuplements (au sens de l'ensemble des populations présentes simultanément).

COPEPODES (60 espèces)

* <i>Calanus helgolandicus</i>	<i>Metridia lucens</i>
* <i>Neocalanus tenuicornis</i>	<i>Pleuromamma abdominalis</i>
<i>Nannocalanus minor</i>	<i>Pleuromamma Xiphias</i>
<i>Eucalanus elongatus</i>	* <i>Pleuromamma Piseki</i>
<i>Mecynocera Clausi</i>	* <i>Pleuromamma robusta</i>
<i>Calocalanus pavo</i>	* <i>Centropages typicus</i>
* <i>Clausocalanus furcatus</i>	<i>Heterorhodus robustus</i>
* <i>Clausocalanus Farrani</i>	<i>Heterorhodus spinifrons</i>
* <i>Clausocalanus Jobei</i>	<i>Haloptilus acutifrons</i>
* <i>Clausocalanus ingens</i>	<i>Phyllopus helgae</i>
* <i>Clausocalanus minor</i>	<i>Candacia armata</i>
* <i>Clausocalanus arcuicornis</i>	* <i>Candacia bipinnata</i>
* <i>Ctenocalanus vanus</i>	* <i>Acartia Clausi</i>
<i>Aetideus armatus</i>	<i>Acartia negligens</i>
<i>Euaetideus Giesbrechti</i>	<i>Oithona hebes</i>
<i>Gaetanus Kruppi</i>	* <i>Oithona linearis</i>
<i>Gaetanus minor</i>	<i>Oithona spinifera</i>
<i>Euchirella</i> spp.	* <i>Oithona plumifera</i>
<i>Undeuchaeta plumosa</i>	<i>Euterpina acutifrons</i>
<i>Undeuchaeta major</i>	<i>Microsetella rosea</i>
<i>Euchaeta marina</i>	<i>Clytemnestra</i> sp.
<i>Euchaeta acuta</i>	* <i>Oncaea venusta</i>
* <i>Euchaeta hebes</i>	<i>Oncaea mediterranea</i>
<i>Phaenna spinifera</i>	<i>Oncaea media</i>
<i>Lophothrix latipes</i>	<i>Oncaea conifera</i>
<i>Scaphocalanus medius</i>	<i>Oncaea curta</i>
<i>Scaphocalanus echinatus</i>	<i>Sapphirina</i> spp.
<i>Scolecithrix bradyi</i>	<i>Corycaeus furcifer</i>
<i>Scolecithricella dentata</i>	<i>Corycaeus lautus</i>
* <i>Temora stylifera</i>	<i>Corycaeus limbatus</i>

AUTRES GROUPEs (24 catégories)

* Acanthaires	* Euphausiacés furcilia derniers stades
Siphonophores physonectes	Euphausiacés adultes
Siphonophores calyphores	* Chetognathes
Méduses	* Larves d'Echinodermes
Larves d'Annélides polychètes	Cirripèdes nauplius
Cladocères Podon	Cirripèdes zoé
* Cladocères Evadne	Sergestes zoé
Cladocères Penilia	Décapodes zoé
Ostracodes	Larves de lamellibranches
Amphipodes	* Appendiculaires
* Euphausiacés métanauplius	* Thaliacés
* Euphausiacés furcilia premiers stades	Larves de poissons

Tableau 2 : Liste des taxons inventoriés dans les prélèvements effectués au cours de la campagne RCA 1. Les taxons marqués par un astérisque correspondent aux formes dominantes (effectifs les plus abondants).

- Distribution spatiale des populations zooplanctoniques
et variations temporelles

L'analyse multivariable est utilisée pour ordonner les prélèvements (observations) en fonction de leurs variations d'abondances et de composition faunistique. L'analyse des correspondances est utilisée pour éviter d'introduire de fausses corrélations dues à l'absence de certains taxons dans les prélèvements. Seuls les taxons les plus abondants et les plus fréquents, au nombre de 38, ont été pris en compte pour cette analyse. La transformation $\log(X+1)$ est utilisée pour stabiliser la variance. Les variables (taxons) sont centrées et réduites. Les principaux résultats de cette analyse sont résumés figures 3 (a et b) et 4 (a et b).

Les trois premières composantes extraient 35,65 % de l'inertie totale. L'analyse permet de définir des groupes d'observations suivant leurs similitudes d'abondance et de composition faunistique. Les groupes ainsi définis correspondent à des ensembles distincts par leurs positions géographiques sur la radiale.

Dans le premier plan factoriel (figure 3 a), le premier axe (contribution absolue 15,22 %) sépare successivement les observations H et I réalisées à la côte, des observations F, G, E et D en position intermédiaire, et des observations C, B et A réalisées au large. Le deuxième axe (contribution absolue 11,94 %) renforce cette partition. Il sépare les points intermédiaires proches de la côte F, G, de ceux du large A, B et C. Les points intermédiaires plus proches du large D et E se répartissent entre ces deux groupes. La projection des variables dans le premier plan factoriel (figure 3 b) permet d'identifier les espèces ou taxons responsables de cette partition. Suivant le premier axe, les euphausiacés juvéniles (stades Calyptopis et Furcilia) s'opposent aux hétérorhabdidés et augaptilidés. Selon le deuxième axe, les larves d'échinodermes et de bivalves s'opposent aux Metridia. En position intermédiaire dans le plan des axes 1-2, les zoés de décapodes et Euterpina sp. s'opposent aux aetidés et aux scolécithricidés.

En résumé, les peuplements côtiers (stations I et H), dont les formes dominantes sont des larves d'Euphausiacés, de bivalves, de lamellibranches,

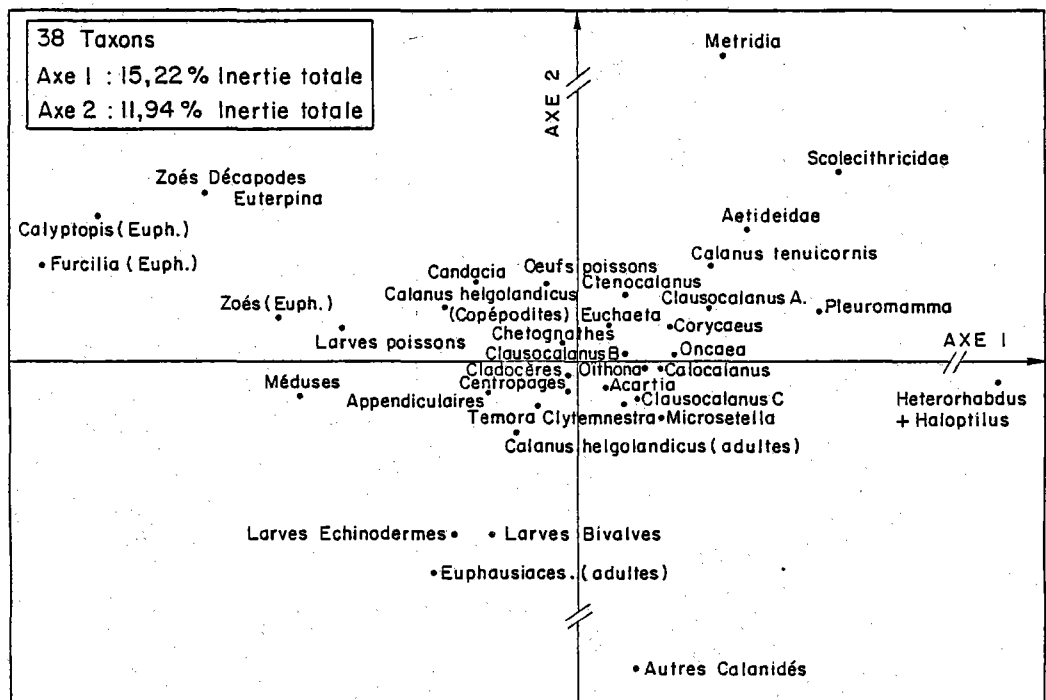
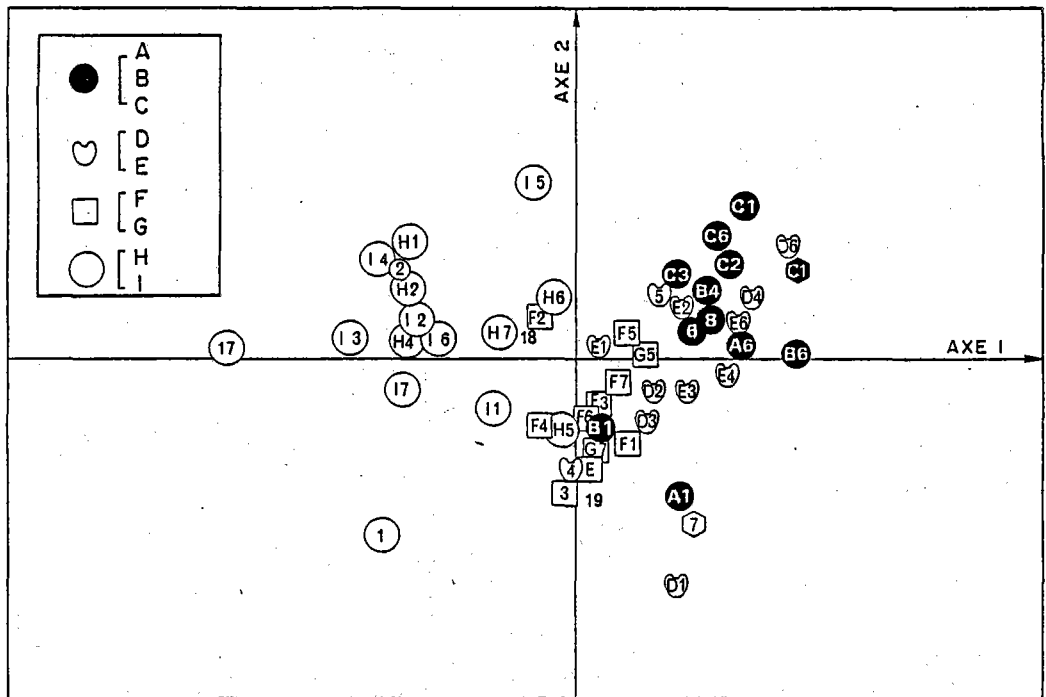


Figure 3 : Résultats de l'analyse des correspondances, 38 taxons. Projection dans le plan des axes 1-2 des observations (a) et des variables (b), séparant les ensembles de prélèvements, de la côte vers le large, suivant les variations de proportion des taxons.

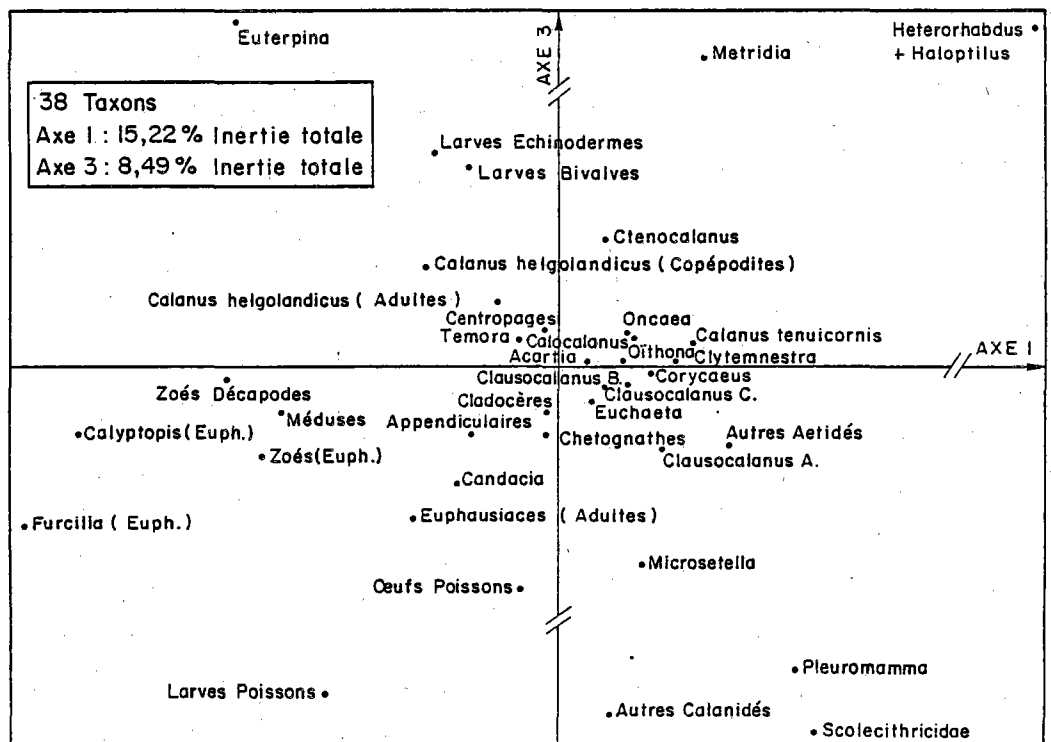
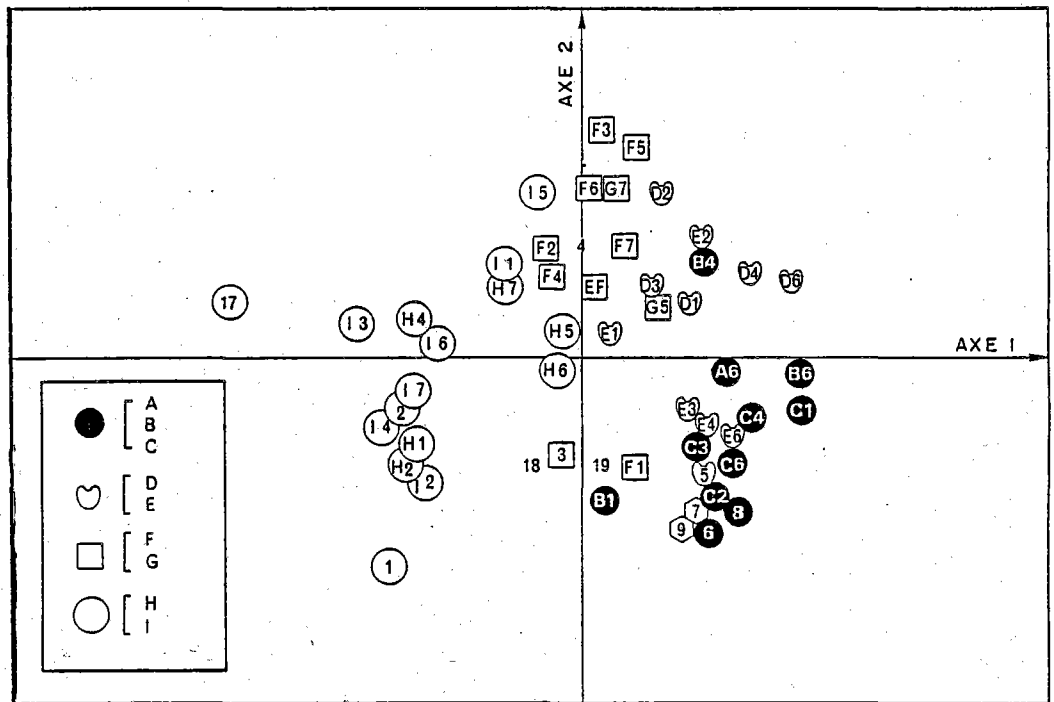


Figure 4 : Résultats de l'analyse de correspondances, 38 taxons. Projection dans le plan des axes 1-3 des observations (a) et des variables (b), séprant les observations intermédiaires G-F et D-E suivant les proportions de copépodes et une évolution au cours du temps de caractéristiques faunistiques hauturières (début de campagne) à des caractéristiques côtières (fin de campagne).

sont distingués des prélèvements du large ou ces groupes dont l'abondance diminue, voire disparaît, sont remplacés par des copépodes (scolecithricidés, acaidés, métridiidés, hétérorhabdidés et augaptilidés). Le caractère océanique et la distribution plus profonde de ces formes sont par ailleurs bien connus (ROE, 1972 ; BOUCHER, 1985).

La dispersion du groupe des observations de zone côtière est liée en particulier à la différence d'occurrence des larves de bivalves et d'échinodermes d'une part, des larves d'euphausiacés et des zoés de décapodes d'autre part. Il n'y a pas de succession temporelle de ces taxons comme l'indique l'absence de regroupement des observations côtières en fonction de leur date de réalisation (symbolisée par le numéro d'ordre pour chaque observation).

Le troisième axe (contribution totale 8,49 %) confirme ce schéma de distribution spatiale des populations. Il introduit une meilleure partition des points intermédiaires G et F puis D et E correspondant avec leur position géographique sur la radiale et traduisant le passage progressif de la côte vers le large (figure 4a). Les taxons responsables de cette partition sont principalement les Calanidae (autres que *C. helgolandicus*), *Pleuromamma* spp. et les *Scolecithricidae* opposés suivant ce troisième axe à *Metridia* sp., aux *Heterorhabdidae*, *Augaptilidae* et à *Euterpina* sp. (figure 4 b).

Dans ce plan 1-3, les observations réalisées aux stations D et E présentent une assez grande dispersion. Celles effectuées en début de campagne E₀, E₁, E₂ et D₁, D₂, D₃, sont plus proches des observations côtières, tandis que celles réalisées en fin de campagne E₃, E₄, E₆, et à un degré moindre D₄, D₆, se rapprochent par leurs caractéristiques de composition faunistique des stations du large.

Dans cette première analyse, une forte proportion des variables (taxons), groupées près du centre des axes, est peu contributive à la définition des groupes. Ces taxons correspondent notamment à la majorité des formes de copépodes identifiés. Une deuxième analyse est réalisée pour déterminer leurs variations.

- Structuration des observations suivant les copépodes

Les taxons les plus contributifs à la définition de distribution spatiale de cette première analyse sont supprimés. Une deuxième analyse des correspondances est effectuée en ne prenant en compte que 17 variables, principalement des copépodes. Les trois premières composantes de cette analyse extraient respectivement 22,47 %, 15,43 %, et 14,45 %, soit 52,35 % de la variance totale.

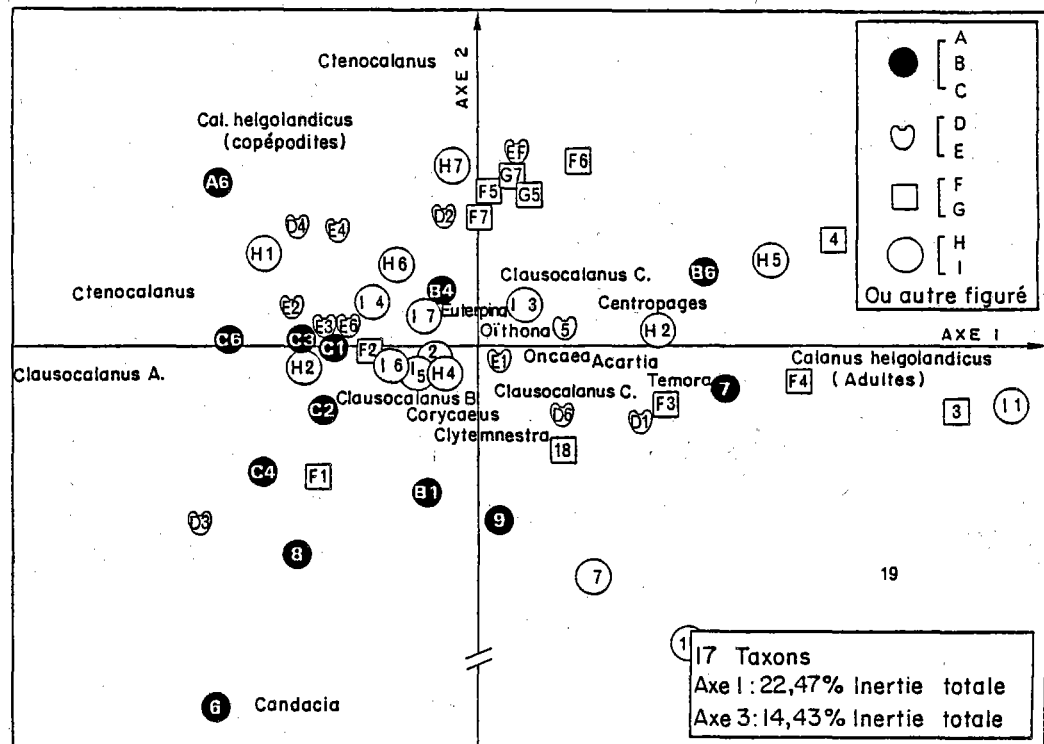


Figure 5 : Résultats de l'analyse des correspondances, 17 taxons (variables). Projection dans le plan des axes 1-2 des observations ; les projections des variables sont superposées pour faciliter l'interprétation. Partition des observations suivant la date due principalement à l'opposition Candacia - Copépodites de Calanus helgolandicus.

La projection des observations dans le premier plan factoriel (axe 1-2) ne permet pas de restituer des groupements suivant la position géographique. En revanche, une tendance se dessine d'opposition entre les

observations réalisées en début de campagne groupées dans les cadrans Sud-Ouest et Sud-Est du plan dual, et celles réalisées en fin de campagne, notamment aux stations F et G groupées dans le cadran Nord-Est (figure 5). Par ailleurs, la disposition en croissant des observations projetées traduit un effet GUTMAN et ce premier plan n'est commenté plus avant.

La projection des points observations dans le plan 1-3 restitue la structuration spatiale définie précédemment pour 38 taxons. Les stations du large groupées aux extrémités positive de l'axe 3 et négative de l'axe 2

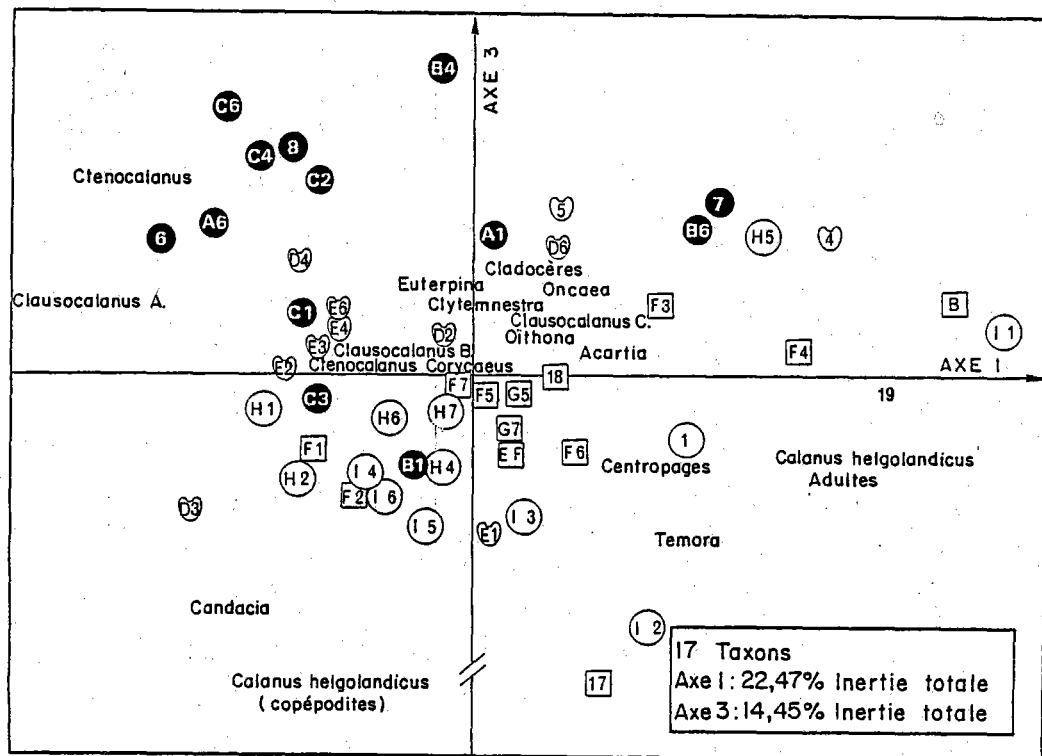


Figure 6 : Résultats de l'analyse des correspondances, 17 taxons (variables). Projection dans le plan des axes 1-3 des observations. Les projections des variables sont superposées pour faciliter l'interprétation. La distinction entre les observations côtières et du large selon l'axe 3 est liée à l'augmentation des effectifs de juvéniles de C. helgolandicus vers la côte. Persistance d'une partition entre côte et large.

Persistance de la partition des observations du large par les effectifs croissants de Clausocalanus A et décroissants de Calanus helgolandicus adultes et juvéniles. Ces deux derniers taxons permettent de distinguer suivant l'axe SW-NE du plan dual un gradient de stations intermédiaires E et F-G entre les observations côtières H-I et hauturières A, B, C.

correspondent à une meilleure représentation des Calanus tennicornis et une diminution des Clausocalanus A (figure 6). Elles s'opposent aux stations côtières H et I et intermédiaires F et G définies respectivement par les copépodites de Calanus helgolandicus et Candacia (H et I) et par Temora stylifera, Centropages spp. et les adultes de C. helgolandicus (F et G).

Cette structuration spatiale des populations mésozooplanctoniques, réparties différemment de la côte vers le large, correspond aux différences de caractéristiques hydrologiques décrites (cf. chapitre 1) pour chacune de ces zones d'observations. Cette structuration spatiale particulièrement robuste est vérifiée à petite échelle par des enregistrements en continu au THP.

- Association des populations aux structures hydrologiques à échelle fine

La structuration spatiale des populations qui vient d'être analysée est décrite par des prélèvements verticaux effectués à des stations définies par une position géographique fixée pour la campagne. Elle permet de définir des gradients de populations, correspondant à la structure hydrologique, perpendiculaires à la côte. Une deuxième série d'observation a été réalisée par enregistrements continus, en route du navire, pour décrire les variations entre ces points discrets. La profondeur d'enregistrement du THP a été fixée à 6 m, profondeur correspondant à la position du capteur alimentant le thermosalinographe et un fluorimètre. Des gradients horizontaux de température de salinité et de fluorescence sont observés (THEVENOT, 1983). Ils traduisent par leur amplitude les différences entre les compartiments hydrologiques définis par les coupes verticales et les limites géographiques de ces compartiments (figure 7). En particulier, les eaux du large (stations A et B), plus chaudes (température $> 20^{\circ}$) et pauvres en phytoplancton, sont séparées de la zone intermédiaire par des variations de température et de salinité de forte amplitude (1° , 0,3), localisées sur quelques kilomètres (entre stations B et C, C et D). Vers la côte, un front thermique est observé entre les stations G et H qui ne s'accompagne que d'une faible variation de salinité.

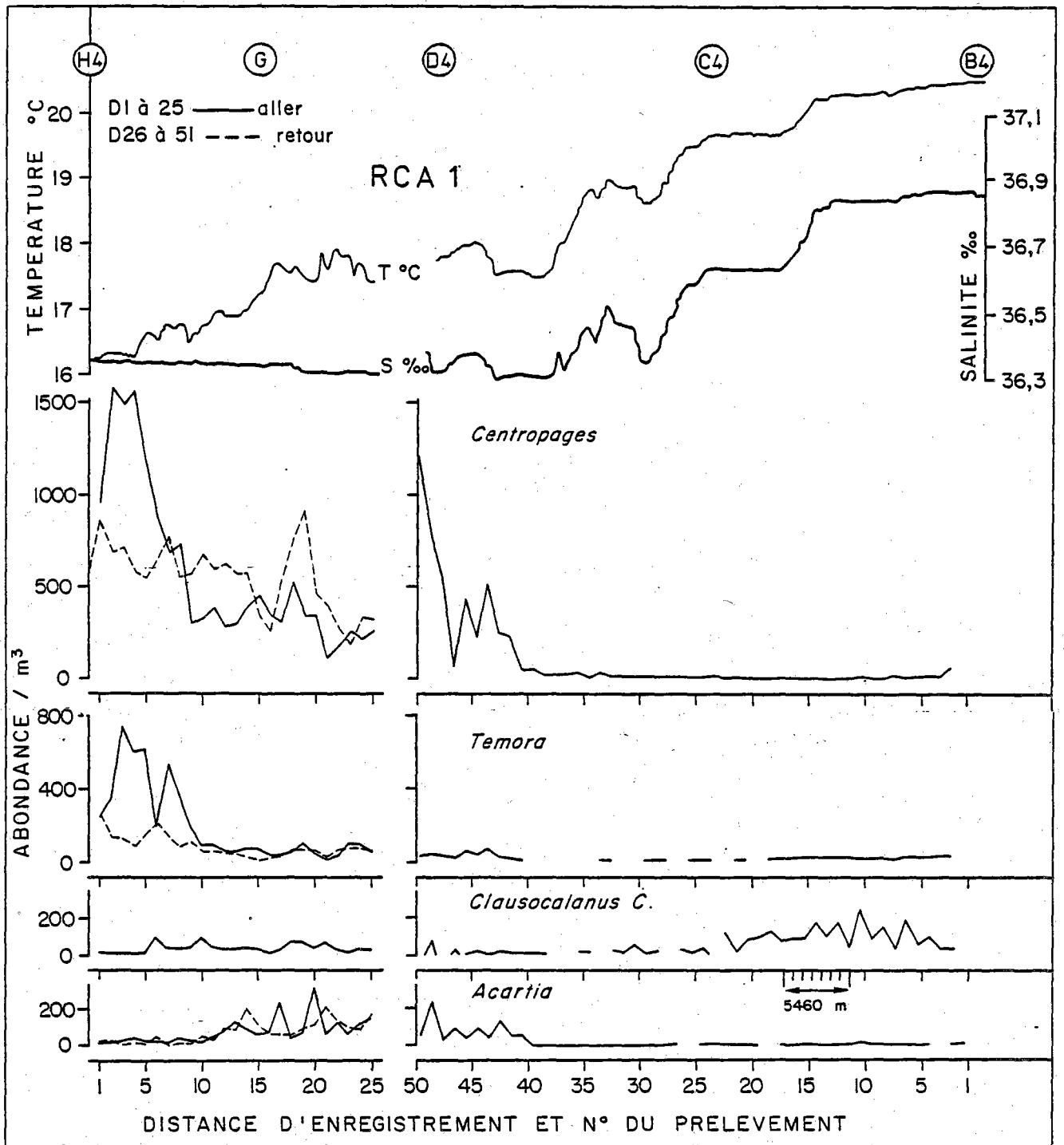


Figure 7 : Variations horizontales à petite échelle suivant une radiale perpendiculaire à la côte de la température, de la salinité et des effectifs de quelques populations. Entre les stations G4 et H4, l'enregistrement a été effectué successivement de la côte vers le large puis retour.

Les variations d'abondances par taxons zooplanctoniques sont enregistrées simultanément et sont associées aux variations hydrologiques. Ces mesures confirment les résultats des analyses multivariées précédentes. Les taxons côtiers (larves d'euphausiacés, copépodites de Calanus helgolandicus, Temora stylifera, Candacia spp., larves de crustacés et de lamellibranches, appendiculaires, larves et oeufs de poissons) marquent une chute brutale d'abondance lorsque l'on franchit la limite des eaux à température inférieure ou égale à 17°. Ces espèces ne sont plus représentées que par des effectifs faibles (1/m³). Au contraire, d'autres espèces (Acartia clausi, Centropages typicus, Oithona spp., chétognathes, thaliacés), présentes dans les eaux côtières sont également rencontrées jusqu'à la limite des eaux à 18° C. Enfin, des espèces ont une distribution indépendante de ces caractéristiques hydrologiques et sont présentes en taches plus ou moins larges jusque dans les eaux chaudes du large (Clausocalanus B et C). Des exemples de variations horizontales simultanées des paramètres hydrologiques et des effectifs de quelques taxons sont résumés figure 7.

Ces observations font ressortir quelques caractéristiques particulières de la distribution des individus :

- Chaque taxon présente des taches ou agrégats d'augmentation d'effectifs sur une distance de 700 m (maille minimum de l'échantillonneur) à une dizaine de kilomètres.

- La position géographique de ces taches n'est pas conservée entre deux passages successifs (2 à 4 h d'intervalle) sur un même point.

- Il n'y a pas non plus de corrélations entre les variations d'effectifs à petite échelle spatiale des différents taxons identifiés.

- Les variations d'effectifs sont décelables à grande échelle géographique lorsque l'on compare deux, ou plus, compartiments hydrologiques.

- Résumé des caractéristiques de la distribution spatiale de la faune zooplanctonique

En résumé, la répétition d'une même radiale Est-Ouest au cours de la campagne RCA 1 conduit à recouper des structures hydrologiques typiques,

eaux de remontées plus froides et riches en chlorophylle a à la côte, zones intermédiaires à gradient thermique marqué et eaux du large, chaudes, pauvres en chlorophylle a, conservées au cours de cette campagne. Les populations zooplanctoniques ont une distribution géographique associée à ces structures. L'analyse de la composition faunistique permet de définir des peuplements (au sens de la somme des populations présentes simultanément) distincts pour chacun de ces compartiments hydrologiques. Les eaux côtières sont riches en formes larvaires (euphausiacés, décapodes, bivalves lamellibranches, copépodites de Calanus helgolandicus). Ces populations sont absentes en dehors des eaux côtières. La zone de gradient thermique intermédiaire est peuplée principalement de copépodes tels que Centropages typicus, Acartia clausi, Oithona spp., Ctenocalanus vanus et de chétognathes. L'ensemble de ces populations est très faiblement représenté dans les eaux du large où des formes océaniques à distribution plus profonde, comme notamment les eucalanidés, les métridiidés, les aetideidés et les scolecithricidés, sont présentes dans les prélèvements. Quelques familles ont une distribution ubiquiste sur l'ensemble de cette radiale, indépendante des caractéristiques hydrologiques. Ce sont en particulier les pseudocalanidés et les clausocalanidés B et C. L'ensemble de ces observations est résumé sur la figure 8.

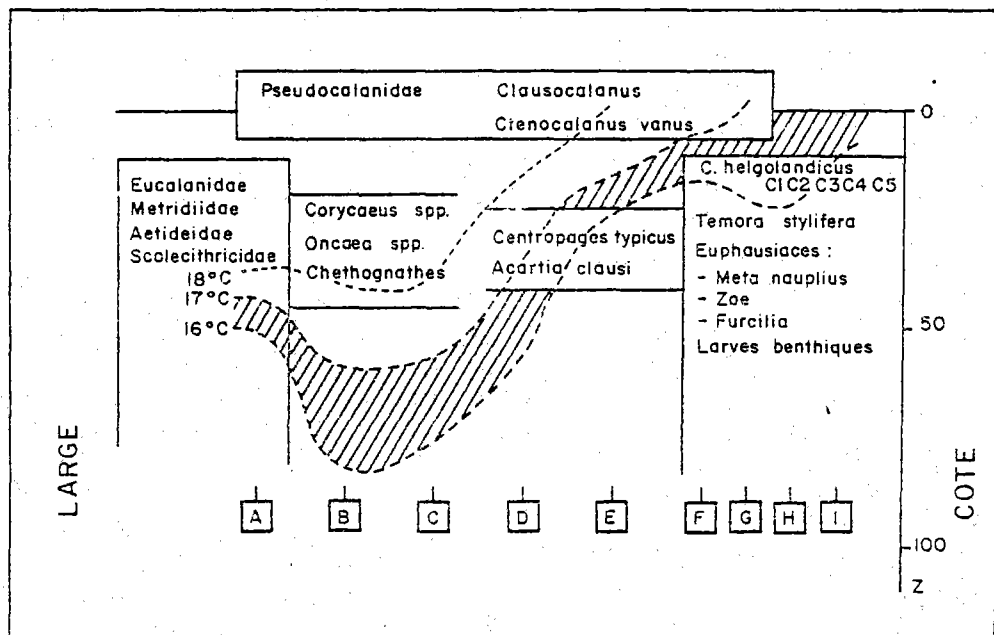


Figure 8 : Représentation schématique de la structure spatiale en compartiments hydrologiques et des formes zooplanctoniques associées.

A l'échelle de ces observations, les caractéristiques hydrologiques présentent essentiellement une variation temporelle marquée par une progression en fin de campagne des eaux chaudes du large vers la côte. La composition faunistique des prélèvements de zooplancton varie conformément à la structure hydrologique dans le temps et dans l'espace.

- Discussion

Les populations zooplanctoniques de l'upwelling côtier du Portugal présentent des caractéristiques de répartition spatiale et une structuration perpendiculaire à la côte associées à l'hydrologie et similaires à grande échelle à celles décrites pour les upwellings côtiers d'Oregon (PETERSON et al., 1979) et Nord-Ouest africains (Chapitre 3). Cette structure spatiale est analysée à partir de prélèvements verticaux à référence géographique fixe. Elles ont été choisies dans des compartiments hydrologiques différents qui sont restés stables (devant le gradient perpendiculaire à la côte) pour les extrémités de la radiale durant la campagne. La zone intermédiaire (D, E, F, G) est caractérisée par la remontée des isothermes 16 à 17° C. Ces stations présentent en revanche des variations temporelles des caractéristiques hydrologiques qui sont interprétées ici comme une pénétration des eaux du large vers la côte. Cette pénétration d'eau plus chaude et plus salée du large, ainsi que l'enfoncement progressif des isoplèthes des différents paramètres hydrologiques dans la région côtière, traduisent un affaiblissement progressif de l'upwelling, conséquence de l'affaiblissement de 6 à 1 m/s de l'intensité de la composante Nord du vent local (COSTE et al., 1986). Elles entraînent des variations temporelles correspondantes des types de faune observée à ces points fixes. En particulier, des compositions faunistiques plus voisines de celles des populations du large sont observées en fin de campagne aux stations D, E et F, G (cf § 2.2.2, figure 4 a et § 2.2.3, figure 5). Ces variations traduisent le rôle prépondérant de la structure hydrologique dans la différenciation spatiale des répartitions d'espèces zooplanctoniques. Cette influence est double : d'une part, d'origine écologique, les effectifs maximums d'une population sont associables à un type de structure hydrologique verticale, d'origine dynamique d'autre part, le déplacement perpendiculaire à la côte de cette structure hydrologique entraîne le déplacement de la faune planctonique qui l'habite.

Cette analyse est basée sur la correspondance entre la structure hydrologique et la composition faunistique du zooplancton. Les résultats posent le problème de la nature des interactions entre la dynamique du milieu fluide et le comportement des zooplanctontes qui déterminent les distributions spatiales observées.

Les traits caractéristiques dégagés de ces observations en région portugaise sont similaires et complètent les caractéristiques connues des autres zones d'upwellings côtiers Atlantique et Pacifique :

- C'est la variation sur la verticale des isothermes, traduisant probablement les mouvements de remontée d'eau, qui conduit à définir les compartiments hydrologiques et biologiques.

- Les variations d'effectifs des populations conduisent à identifier des compartiments hydrobiologiques similaires à ceux définis suivant la structure physique. Pour ces populations, un compartiment intermédiaire, correspondant à la zone d'ascension des isolignes est individualisé.

- Les distributions spatiales varient entre espèce et intra-espèce suivant les stades ontogéniques (Calanus helgolandicus). Ceci traduit des relations différentielles entre taxons ou stades et caractéristiques hydrodynamiques du milieu.

Ces caractéristiques se rapprochent du schéma explicatif des distributions spatiales pour l'upwelling d'Oregon (PETERSON et al., 1979). Ce schéma fait appel à des interactions entre la circulation locale (deux cellules), la migration ontogénique verticale des individus d'une même espèce et des différences de localisation en profondeur entre espèces.

Il serait nécessaire de disposer d'un schéma de la circulation horizontale et verticale dans cet upwelling, comme de prélèvements zooplanctoniques avec une résolution verticale plus fine pour résoudre cette question dans le cas des côtes portugaises. La nature de ces interactions et leur rôle dans l'établissement et le maintien des distributions spatiales seront discutés et analysés de manière comparative pour l'ensemble des zones d'upwelling dans le chapitre suivant.

Enfin, dans cette analyse, ce sont essentiellement les structures verticales et les gradients correspondant à la direction perpendiculaire à la côte qui ont été discutés. Il existe également une circulation parallèle à la côte. Les variations à court terme (intervalle de 2 à 4 h) observées en station pour la biomasse (RAZOULS et RAZOULS, 1983) et suivant les profils horizontaux sont probablement liées à cette circulation. Un plan d'échantillonnage complémentaire croisant les observations suivant cette direction permettrait, comme dans le cas de l'upwelling mauritanien, d'apprécier cette source de variation.

2.3 - Discussion

Zonation des populations zooplanctoniques en région d'upwelling

La zonation perpendiculairement à la côte des populations zooplanctoniques apparaît similaire pour les différentes régions de résurgence Nord-Est Atlantique analysées. La répétition en zone portugaise d'une même radiale perpendiculaire à la côte et au plateau continental permet de montrer que la répartition spatiale des populations est calquée sur la structure hydrologique. Dans l'absolu, on peut faire appel à deux hypothèses pour expliquer cette association :

- Mortalité des individus entraînés hors du biotope favorable, liée aux différences de température, de salinité, de qualité et de quantité de nourriture disponible.

- Impact sur la répartition du zooplancton des caractéristiques dynamiques du milieu déterminant la structure hydrologique observée.

La première hypothèse est peu satisfaisante devant les faibles variations de conditions de milieu observées entre les différentes zones hydrologiques. La condition réciproque, diminution continue de l'effectif par entraînement d'une portion de la population, n'est pas vérifiée. En zone portugaise, au cours du mois de réalisation de la campagne RCA 1, durée qui correspond environ au temps de génération d'un copépode, les effectifs sont maintenus. Enfin et surtout, la diminution d'amplitude des processus dynamiques (liée à la décroissance des vents déterminants) entraîne une modification de la position géographique des structures hydrologiques, traduite également dans la répartition spatiale des populations. En d'autres termes, la répartition spatiale des populations zooplanctoniques est conservée par rapport à la structure hydrologique tandis qu'elle varie par rapport à une référence géographique.

La distribution spatiale des populations, définie pour les zones de résurgences Nord-Ouest africaines, soutient ces conclusions. Une structure dynamique, globalement similaire (résurgence), se traduit par une même zonation des populations. L'échelle d'observation retenue, stations de 24 à

36 heures dans chacune des zones hydrologiques, réalisées successivement au cours de la campagne, ne permet pas de retracer les dérives géographiques, comme dans le cas de l'analyse de l'upwelling portugais. Cependant, intra stations, à petite échelle temporelle, la comparaison de deux stations de part et d'autre d'un front thermo-halin ("CINECA V" : GOSTAN et BOUCHER, 1976) ou de deux stratégies de prélèvement du zooplancton dans une même zone hydrologique ("GIBRALTAR" : chapitre 1.3) démontre l'existence d'un maintien de la distribution spatiale.

Ces observations permettent d'analyser la nature des processus biologiques et physiques qui déterminent les distributions observées.

Interactions entre processus dynamiques et processus biologiques

Un schéma très semblable de distribution spatiale des populations de Copépodes est décrit pour l'upwelling des côtes d'Oregon et expliqué à partir d'interactions entre le comportement des individus et les caractéristiques hydrodynamiques locales par PETERSON et al. (1979). Ces auteurs distinguent quatre compartiments hydrologiques correspondant successivement à une zone côtière en deçà de la source de résurgence et au-delà à trois zones superposées sur la verticale : superficielle, englobant la pycnocline, et profonde (cf. schéma 1 a). La distribution verticale des populations montre un maximum d'abondance entre 10 et 20 m au-dessus de la pycnocline pour les populations du large (Oithona similis, Acartia longiremis), et de la côte (Acartia clausi) tandis que Calanus marshallae présente une distribution verticale plus homogène et que les stades ontogéniques sont trouvés dans différents compartiments hydrologiques. Plusieurs des observations analysées ici pour les zones d'upwellings Nord-Est Atlantique correspondent à celles de PETERSON et al. (1979) : en particulier, la distinction et le maintien de populations côtières et de population du large, la distribution homogène de Calanus helgolandicus sur la verticale et en région portugaise la différence de distribution entre stades copépodites à la côte et adultes au large pour cette espèce. Les observations diffèrent par l'existence d'un groupe de populations intermédiaires dans l'upwelling portugais et par une plus grande variabilité de la distribution verticale des individus en régions Nord-Ouest africaines. Sur ces points, les différences d'échelles d'observations sont à prendre en

compte. D'une part les profils verticaux de PETERSON et al. (ibid.) ne coupent pas comme dans le cas de la campagne R.C.A. la zone d'ascension des isoplèthes ; d'autre part, les prélèvements sont effectués par série d'une journée sans répliqués horaires, comme c'est le cas des observations sur la verticale effectuées en zone Nord-Ouest africaine. Cette stratégie permet d'analyser le rôle des variations circadiennes ou de la variabilité à court terme (quelques heures). Elle est par contre biaisée par les transports advectifs et l'hétérogénéité horizontale (agrégats) des populations. De plus, un manque d'observations sur la dynamique physique à petite échelle ne permet pas d'apprécier son rôle au-delà d'un impact probable, comme le traduisent les relations entre variations de conditions météorologiques locales et journalières et de structures hydrobiologiques (COSTE et MINAS, 1982 ; MINAS et al., 1982). Ces difficultés et ces différences n'interdisent pas pour autant de comparer les deux interprétations d'interactions entre hydrodynamique et comportement biologique tirées de deux stratégies d'échantillonnages différentes.

Dans le cas de l'upwelling d'Oregon, le maintien des populations dans un compartiment hydrologique implique une faible épaisseur de la couche d'Eckman pour éviter la dispersion horizontale en surface et conduit les auteurs à proposer un schéma de circulation verticale à deux cellules tournant en sens inverse. Ce schéma est voisin de celui établi par modélisations de mesures de production biologique (WROBLEWSKI, 1977) et discuté en fonction des données dynamiques d'HALPERN (1974) et de PILLSBURY et al. (1974) (schéma 1a). Un tel schéma permettrait également d'expliquer les zonations analysées ici.

Pour les côtes d'Oregon, ces auteurs font essentiellement appel à un transport différentiel des populations suivant leur localisation en profondeur et aux variations accompagnant pour C. helgolandicus les stages ontogéniques successifs, en particulier le comportement de migration nyctémérale ou son abandon. Cependant, ils ne proposent pas de comportement des individus qui permettent le maintien des populations dans les compartiments hauturiers. Une interaction entre la dynamique locale et des migrations circadiennes verticales analysées ici pour les régions Nord-Ouest africaines (cf. chapitres 3.1.1, 3.1.2 et 3.1.3) permet d'expliquer ce maintien. Les individus, en profondeur le jour, sont transportés vers la

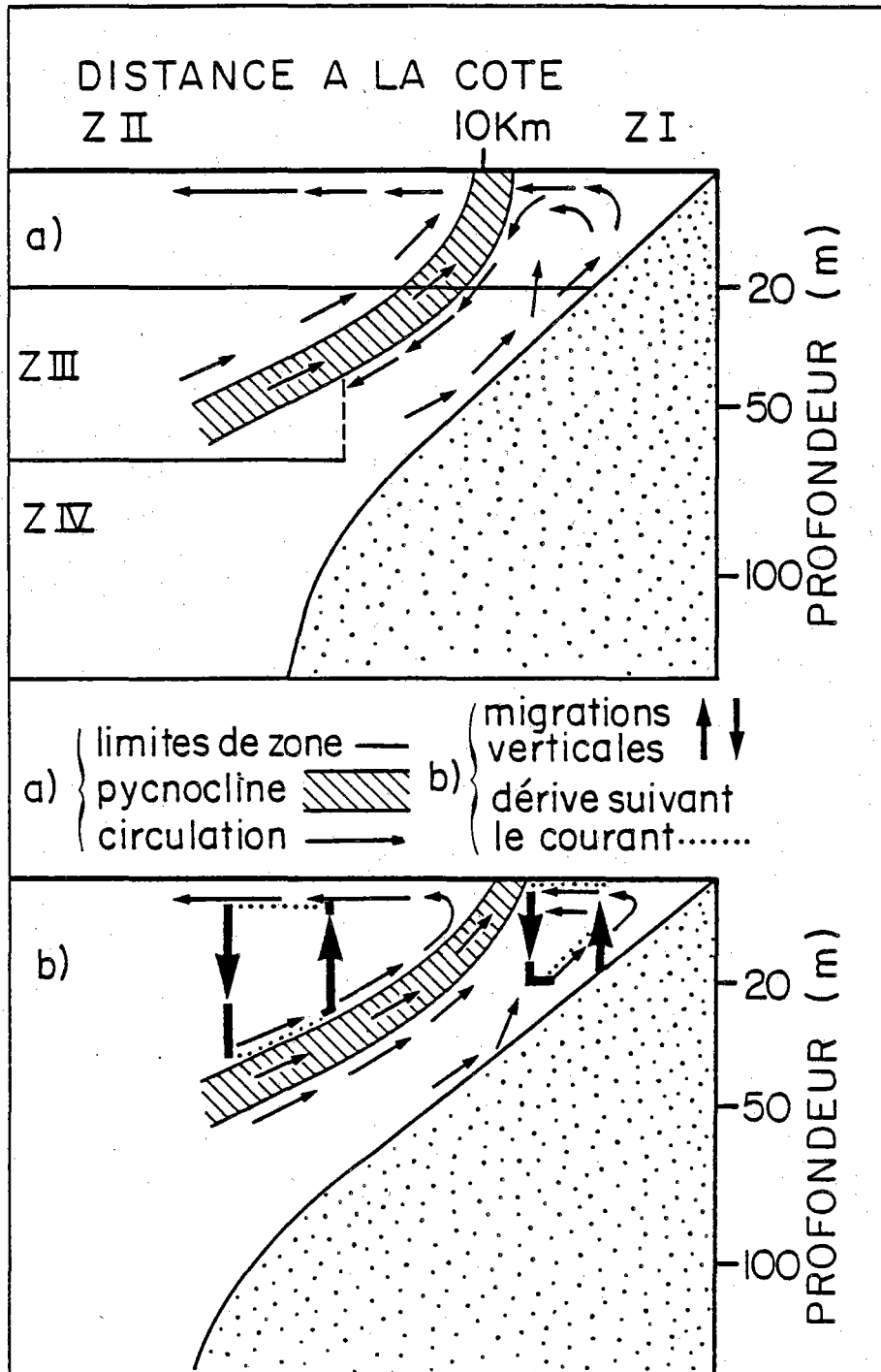


Schéma 1 - a) Circulation à deux cellules telle que proposée pour l'upwelling d'Oregon d'après PETERSON et al. (1979).

b) Schéma proposé pour les côtes Nord-Ouest Africaines à une seule cellule de circulation et interactions avec les migrations verticales autorisant le maintien de la répartition horizontale.

côte par la divergence. Après migration verticale à la tombée de la nuit, ils sont transportés en sens inverse vers le large par la circulation superficielle de dérive (cf. schéma 1b). Compatibilité des courants et des durées de transport liées aux migrations circadiennes ont déjà été discutées pour la région mauritanienne ; une modélisation pour les côtes d'Oregon (WROBLEWSKI, 1982) vérifie la compensation des transports horizontaux.

Ce schéma explicatif pourrait s'appliquer également au compartiment côtier sans nécessité de faire appel à deux cellules de circulation. Dans le cas des upwellings Nord-Ouest africains, la variabilité observée des distributions verticales peut traduire de tels déplacements verticaux bien que de plus faible amplitude et non synchronisés par le nyctémère. Ce processus, bien qu'à une échelle plus vaste, rejoint le modèle explicatif des distributions horizontales d'organismes à déplacement actif dans les cellules de circulation, type cellules de Langmuir (STAVN, 1971 in BOUGIS, 1974). Il faut souligner ici que l'intensité d'éclairement optimal ou la pression hydrostatique sont des paramètres à propriétés scalaires qui peuvent déclencher des déplacements orientés alors par phototactisme ou géotactisme (CRISP, 1974, pour des larves planctoniques d'invertébrés benthiques).

Les observations de WEIKERT (1984) pour les côtes mauritaniennes sont intermédiaires : d'une part, la distribution verticale ne présente pas le caractère discret observé en Oregon, d'autre part une séquence temporelle (périodicité de deux à trois jours) met l'accent sur des variations de distributions associées à des variations de circulation induites par les fluctuations météorologiques.

Les deux schémas d'interprétation discutés font appel à des déplacements verticaux des individus, différents entre les espèces, entre les stades de développement, et suivant les caractéristiques hydrobiologiques locales qui interagissent avec les caractéristiques dynamiques du milieu. Le comportement des individus est aussi un processus dynamique. Les quatre dimensions (l'espace et le temps) sont impliquées. Suivant la stratégie de prélèvement (orientation des radiales, position des stations, périodicité des observations), une image statique de la distribution des individus est

obtenue qui privilégie une source de variation. La comparaison croisée de ces différentes images permet de décrire l'origine des distributions observées et restitue leur dynamique. Cette approche peut laisser insatisfait dans la mesure où elle est indirecte et déductive. On peut observer cependant que c'est un préalable nécessaire et qu'il aboutit à un schéma cohérent et généralisé pour différentes régions de manifestation d'un même processus hydrodynamique : l'upwelling.

3 - REPARTITION SPATIALE DES POPULATIONS DE COPEPODES :
FRONT LIGURO-PROVENCAL

3 - DISTRIBUTION SPATIALE DES POPULATIONS DE COPEPODES : FRONT LIGURO-PROVENÇAL

3.1 - Introduction

3.1.1 - Motivations et intérêts

Les programmes PROLIG et PRETROPPOS définis en 1979 et 1980 avaient pour objectif d'analyser à moyenne et à petite échelle spatio-temporelle la structure hydrologique et son incidence sur la production planctonique. Les hypothèses de départ étaient fondées sur la reconnaissance antérieure d'une structure hydrologique comportant au moins trois zones, côtière, intermédiaire et centrale, auxquelles correspondaient des différences de production primaire et de populations zooplanctoniques (cf. analyse bibliographique : chap. 2.2.1 Introduction). Cette structure hydrologique traduit une dynamique des masses d'eau distincte dans ses origines et ses caractéristiques de celles des upwellings côtiers. Au plan scientifique, ces programmes fournissent l'opportunité de vérifier que la distribution spatiale des populations de copépodes était associée, voire déterminée par l'hydrodynamisme. C'était aussi la possibilité, compte tenu des résultats obtenus en région de résurgence côtière, d'analyser à petite échelle (spatiale et temporelle) les interactions entre le comportement des individus et l'hydrodynamisme, de comparer enfin les réponses d'espèces similaires ou voisines à des processus différents. A ces motivations scientifiques s'ajoutaient des circonstances favorables d'ordre technique et logistique :

- L'analyse de la structure hydrologique, connue uniquement dans ses grandes lignes à l'époque, comportait l'utilisation de sondes multiparamétriques tractées garantissant l'obtention des paramètres physiques nécessaires à l'interprétation des distributions spatio-temporelles des populations zooplanctoniques.

- Les travaux se déroulaient en Méditerranée, facilitant par la proximité du terrain et des laboratoires les opérations à la mer et leur éventuelle répétition.

Ces aspects purement tactiques et logistiques ont pris toute leur signification lorsque l'obtention des premiers résultats sur les interactions entre hydrodynamique et comportement des individus a conduit à élargir le programme initial en prenant en compte des échelles de temps supérieures pour analyser la part dans ces comportements des événements déterminés à l'échelle du cycle annuel de l'espèce.

3.1.2 - Déroulement de l'étude

Une première étape était de vérifier l'existence en période printanière des relations entre structure hydrologique et distribution des populations de copépodes (campagne PROLIG I). Cette étude conduit à définir trois points principaux :

- une répartition des populations correspondant à moyenne échelle spatiale aux principaux compartiments hydrologiques (zones périphérique, frontale et centrale),

- une association entre l'augmentation des biomasses de certaines populations zooplanctoniques et le front thermohalin, ainsi que le maintien de cette distribution spatiale sur une période du mois,

- la démonstration, à partir d'une analyse de structure démographique de ces populations, du rôle des interactions entre le comportement des individus et l'hydrodynamisme dans le déterminisme et le maintien de cette distribution.

Ces premiers résultats illustrent la diversité et l'intrication des échelles spatiales et temporelles auxquelles se manifestent les facteurs déterminants les structures physiques et biologiques. A vaste échelle, la dynamique frontale est la résultante de la circulation générale en mer Ligure, des apports d'eau douce, du cycle thermique annuel, tandis que les populations planctoniques sont liées aux cycles saisonniers, à la stratification verticale des eaux, etc. A des échelles plus fines, l'adaptation des organismes zooplanctoniques à l'hydrodynamisme peut faire intervenir la diffusion turbulente, la durée de stabilité verticale au voisinage d'une divergence, le temps de génération des individus, leurs capacités de déplacement, etc. Ces questions ont orienté les travaux ultérieurs :

- Analyse du cycle annuel des populations zooplanctoniques (projet PRETROPHOS) couplée à l'analyse du cycle hydrologique (responsable L. PRIEUR, campagnes PROS). Ces travaux ont permis de définir, à partir des variations de structure hydrologique, un schéma explicatif de l'hydrodynamique locale. Au plan biologique, ils ont permis d'étendre les premiers résultats à l'ensemble des populations zooplanctoniques du bassin liguro-provençal, de vérifier la part de déterminisme des distributions saisonnières observées liées au cycle et à la stratégie vitale des différentes espèces, de mettre en évidence le rôle et l'importance écologique de la zone frontale.

- Définition d'une méthode mathématique de traitement (en coopération avec F. IBANEZ) permettant de substituer à la superposition des variations de paramètre une méthode objective d'analyse des coïncidences de structures spatio-temporelles physiques et biologiques. Cette méthode s'est révélée particulièrement fructueuse pour l'analyse de quadrillages d'observations réalisés à petite échelle temporelle (la journée).

- Enfin, une interprétation complète du déterminisme des distributions spatiales observées dans le plan horizontal a nécessité l'appel au comportement de déplacement ou de migration des individus sur la verticale. Une nouvelle méthodologie d'observation a donc été développée (caméra-plancton Edgerton) pour décrire les phénomènes suivant cette direction à une échelle spatiale fine (mètre) compatible avec l'amplitude des structures hydrologiques et la résolution des sondes multiparamétriques physico-chimiques.

La réalisation de ces travaux s'est déroulée de manière simultanée et interactive. Les résultats obtenus seront exposés suivant l'ordre dans lequel ils viennent d'être résumés.

3.1.3 - Rappel des caractéristiques physiques

Les caractéristiques physiques du milieu sont résumées à partir des travaux de L. PRIEUR. Un exposé détaillé des observations, de la méthode d'analyse, de l'interprétation et une discussion de ces notions figurent

dans une publication commune jointe en annexe 7. L'acquisition de ces résultats ne fait pas partie de ce travail centré sur l'écologie des copépodes. Leur rappel paraît cependant indispensable ici pour définir le contenu des termes et les paramètres utilisés pour interpréter les résultats d'ordre écologique.

Les variations des paramètres hydrologiques (salinité, température et densité) mais aussi hydrobiologiques (oxygène dissous, sels nutritifs, fluorescence et turbidité) observées à partir d'enregistrements continus horizontaux, montrent des différences spatiales de structures hydrologiques. Cette signature de surface correspond à des différences de structure verticale (figure 1). Un schéma théorique des caractéristiques dynamiques du milieu est déduit de la description saisonnière de ces structures physique et biologique (premiers niveaux) et de leur évolution.

- Caractéristiques hydrologiques

Le champ de densité potentielle est conservé tout au long de l'année bien que les densités absolues puissent varier. Une radiale de la côte vers le large coupe successivement une zone périphérique à faible densité P_1 , une zone frontale et une zone centrale à fortes densités. La limite entre les zones périphériques et frontales (PF) ainsi qu'entre les zones frontales et centrales (FC) est déterminée par le gradient de densité et la distance à la côte (figure 1 a). Cependant, les zones frontales et périphériques ne sont pas toujours homogènes en densité. Elles peuvent présenter de légers gradients de densité nécessitant l'analyse des diagrammes T-S pour définir leurs limites. L'extension des trois zones, périphérique, frontale et centrale, varie quotidiennement et saisonnièrement ; elle est respectivement de 10 à 20, 1 à 20 et 60 à 110 km.

En zone centrale, la densité à 200 m de profondeur (ρ_0) est de 1 029, 10 kg.m³. La différence de densité entre cette profondeur et la surface ($\rho_0 - \rho_2$) est de 1 à 3 kg.m⁻³ en été et de 0 à 0,15 kg.m⁻³ en hiver. La différence horizontale de densité ($\rho_2 - \rho_1$) est plus forte en été (0,6 à 1) qu'en hiver (0,2 à 0,4). La pente moyenne des isopycnes dans la zone frontale est plus faible en été (0,3 %) qu'en hiver (1 à 2 %). Une telle

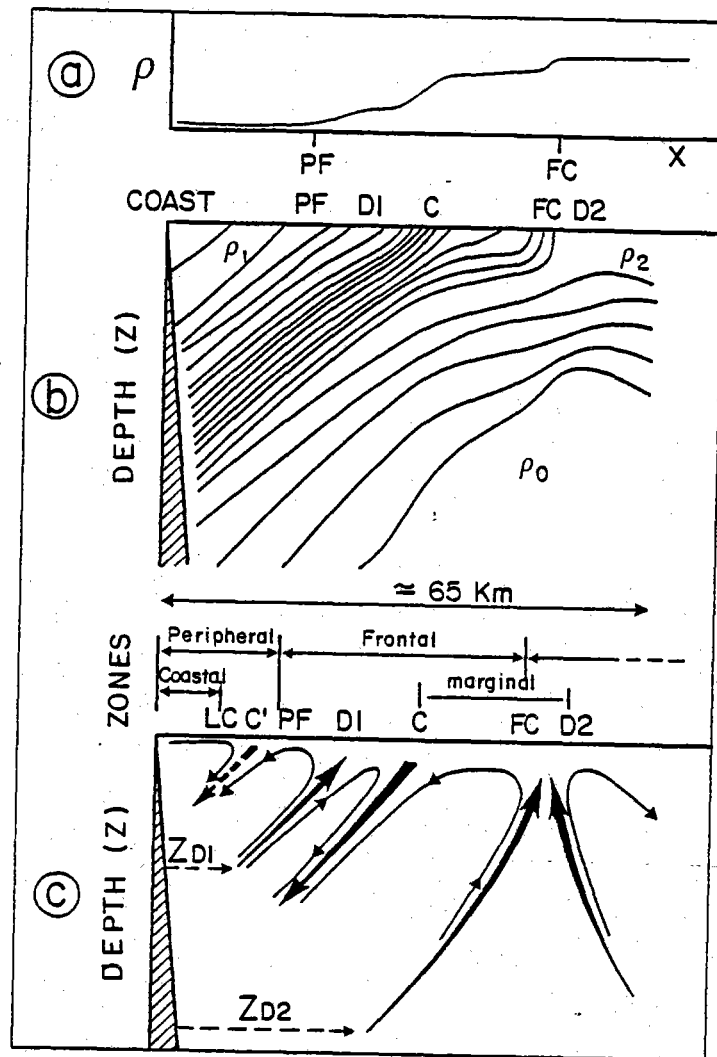


Figure 1 - Représentation schématique du champ de densité et de circulation le long d'une radiale coupant le front. Profil horizontal typique de la densité en subsurface (a), coupe verticale du champ de densité de la côte vers le large (b), circulation perpendiculaire au front (c) résumant les divergences et convergences (traits épais) et les flux associés (traits fins), et le nom des zones hydrologiques. La zone périphérique est définie par la côte et le début du gradient de densité. Les zones frontale (PF - FC) et centrale (au-delà de FC) sont rencontrées plus au large. Les autres points remarquables de la structure LC, D1, C et D2 sont déterminés à partir des données hydrobiologiques. Ils délimitent les cellules de convection et l'alternance de convergence et divergence comportant des couches d'épaisseurs variées. La zone côtière correspond à la première cellule de circulation près de la côte, la zone marginale (FC - C) à la résurgence de la divergence profonde (D2) et à sa plongée suivant la convergence principale dans la zone frontale. Les valeurs typiques de densité ρ_0 , ρ_1 , ρ_2 , l'extension des différentes zones et les profondeurs des divergences sont indiquées dans le texte (BOUCHER et al., Annexe 8).

structure du champ de densité indique l'existence d'un courant géostrophique coulant vers le Sud le long de la côte. Les vitesses de 40 cm.s^{-1} en surface décroissant uniformément avec la profondeur (BETHOUX et PRIEUR, 1983) jusqu'à $2,5 \text{ cm.s}^{-1}$ au niveau de l'eau Levantine.

- La circulation verticale

Les distributions verticales de T et S, les diagrammes T-S, la distribution horizontale et verticale de la biomasse algale par rapport au champ de densité, sont utilisés pour définir une circulation verticale probable, associée au front et au courant Ligure.

Les coupes hydrobiologiques verticales montrent des caractéristiques permanentes, en particulier des replis des isolignes de concentration de particules en suspension (coefficient de diffusion de la lumière b) et de biomasse algale (fluorescence) le long des isopycnes, ainsi qu'une structure en dôme des isopycnes les plus denses dans la partie profonde de la zone centrale. Cette dernière caractéristique est interprétée comme la trace d'une divergence (D2) (figure 1 c). Au-delà de cette divergence, vers le large, la densité et la température sont généralement homogènes. Des replis des isolignes de b et de fluorescence sont observés dans la zone frontale. Ils sont interprétés comme résultant de l'influence de la circulation verticale. En particulier, l'existence de noyaux à fortes concentrations de biomasse algale (fluorescence) séparés par des faibles concentrations ne peut être expliquée simplement par des différences de production biologique. Par contre, cette distribution correspond bien à l'effet dynamique résultant d'un système local de divergence (D1) et de convergence (C) associées. Cette interprétation est soutenue également d'une part par l'observation sur les diagrammes T-S de couches intercalées qui peuvent correspondre à des advections quasi-isopycnales, et d'autre part par l'existence de maximums intermédiaires de densité observés sur les profils horizontaux. Suivant les observations résumées ici, convergence et divergence sont distantes d'une trentaine de mètres sur la verticale. Compte tenu de la faible pente des isopycnes (0,3 à 1,5 %) et de la proximité de la divergence D2 (1 à 20 km), seules des observations à petite échelle spatiale croisant des enregistrements continus horizontaux et verticaux des paramètres pouvaient permettre de distinguer ces structures.

On distingue enfin dans la zone périphérique une zone côtière marquée par de fortes valeurs de turbidité (b). Elle est influencée par les apports continentaux. Sa limite vers le large avec la zone périphérique sensu stricto (LC figure 1 c) devrait être le siège d'une convergence (C') qui fermerait la cellule de convection de la divergence D1 vers la côte.

Il faut souligner que cette circulation verticale n'est pas uniquement bidimensionnelle. Des méandres du front ont été observés (PRIEUR et al., 1981) et sont parfois décelables sur images satellites (CREPON et al., 1982). Ceci explique que des points clefs de la structure, limites de la zone marginale par exemple, puissent être coupés à plusieurs reprises suivant une radiale perpendiculaire à la côte.

3.2 - Localisation des populations zooplanctoniques dans le front

Ligure

Deep-Sea Research, Vol. 31, No. 5, pp. 469 to 484, 1984.
Printed in Great Britain.

0198-0149/84 \$3.00 + 0.00
© 1984 Pergamon Press Ltd.

Localization of zooplankton populations in the Ligurian marine front: role of ontogenic migration

JEAN BOUCHER*

(Received 8 February 1983; in revised form 29 November 1983; accepted 10 January 1984)

Abstract—Distribution of zooplankton populations in the haline front of the Ligurian Sea was studied from high-speed plankton records. Principal component analysis suggested spatial groups in three main hydrological systems as defined by hydrologists. Analysis shows a considerable increase in abundance of some copepod populations (*Calanus helgolandicus*, *Centropages typicus*, and *Euchirella rostrata*) in the Ligurian front; juveniles account for the increase and show a patchy distribution. Adults are absent (*E. rostrata*) or are distributed independently of the hydrological features (as *C. helgolandicus*). The population structure shows that each patch corresponds to a different cohort (*C. helgolandicus*) or population (*E. rostrata*) without mixing. The distribution of adults and juveniles varies with the annual cycle. Indirect evidence suggests that ontogenic migrations are responsible for the distribution in the Ligurian front. The persistence of spatial patterns during the observations despite the displacement of the hydrological structure implies active swimming behaviour. *Pleuromamma gracilis* and *Cavolinia inflexa*, which show active diurnal vertical migrations, are distributed independently of the front. Thus we observe the superposition of multi-scale spatial patterns. The different response of each species to the same environment, particularly in the front, is an example of the predominant role of biological factors in spatial patterns.

3.2.1 - INTRODUCTION

THE Ligurian Sea is the northeastern part of the western Mediterranean bounded by the French coast (Provence, Corsica) and Italy. The surface circulation in the area is the eastern part of the large cyclonic circulation in the northwestern Mediterranean Sea (HOPKINS, 1978; LACOMBE and TCHERNIA, 1972). The surface flow, about 100 m thick and 30 km broad, runs northwestward along the coasts of Corsica and southwestward along the Italian and French Riviera coasts. The mean speed of the flow is about 0.3 m s^{-1} near the coast. In the central part of the Ligurian Sea, the mean currents are weak ($<0.05 \text{ m s}^{-1}$) and random in direction (GOSTAN, 1968; BETHOUX *et al.*, 1982). The hydrological data show that the high velocity surface current of the peripheral zone† has lower salinity and higher temperature than the central zone (NYFFELER *et al.*, 1980). Earlier studies indicated spring and summer differences in the planktonic features and primary production between the peripheral and central systems (JACQUES *et al.*, 1976). NIVAL (1976) suggested the contribution of a spring enrichment from a marginal zone between the peripheral and central zones. High abundance of gelatinous macrozooplankton and micronekton near the marginal zone and changes of the species composition in summer in the oceanic area were noted by GOY and THIRIOT (1976). Since 1979

* Département Etudes Océaniques, Centre Océanologique de Bretagne, B.P. 337, 29273 Brest Cédex, France.

† Peripheral is preferred to the term coastal, which is reserved for the zone ecologically influenced by the proximity of the coast. The coastal zone is typically 5 km broad in this narrow shelf region.

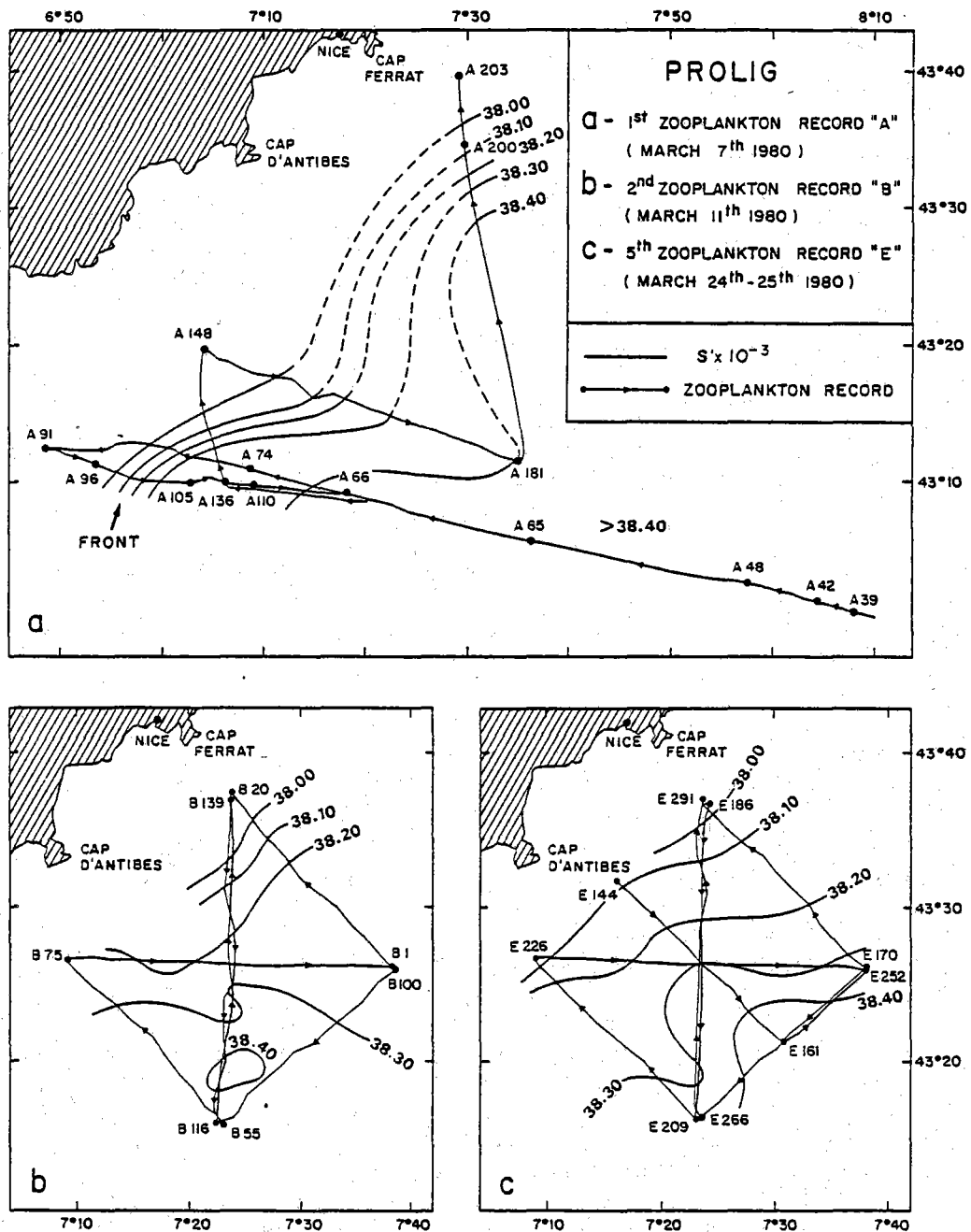


Fig. 1. Map of the successive high-speed zooplankton records during PROLIG cruise.

hydrological and biological fine scale structures and their relations have been studied in the area (PROLIG program) from continuous horizontal collections and vertical profiles at stations 6 km apart. A hydrological front, located roughly above the 2000-m isobath, is always observed in March near the French Riviera coast (PRIEUR, 1979, 1981; PRIEUR *et al.*, 1981) (Fig. 1). The present paper deals with the relations between this hydrological structure and the distribution of zooplankton.

The distribution of organisms determines the coincidence of food and consumers, which is a first approximation of the potential food supply. Patchiness of zooplankton will enhance the growth or survival of populations under heterogeneous physical environmental conditions (STEELE, 1978). There is little knowledge concerning basic causes of distributions of zooplankton populations, although in oceanic areas spatial patterns in zooplankton populations are explained partially by biological interactions (HAURY and WIEBE, 1982).

In coastal areas physical features generally appear to be the principal cause of the observed distributions (HAURY *et al.*, 1978). Examples of zooplanktonic accumulation in oceanic fronts were given by STEELE (1978) and HERMAN *et al.* (1981).

Our observations in the Ligurian front emphasize the major role of biological factors in the appearance and maintenance of specific spatial patterns for copepods. If juveniles of *Calanus helgolandicus* and *Euchirella rostrata* are distributed in relation to the hydrological frontal structure, adults and others species with similar morphological features are independent of the structure, which would not be expected from the purely dynamic process of accumulation by the convergent current. The population structure is analyzed to emphasize the influence of life cycle phases on the response of the organisms to the dynamic features of their environment. Other factors, such as swimming behaviour necessary to the maintenance of the spatial distribution, and the role of physical aspects of the environment will be discussed.

3.2.2 - MATERIAL AND METHODS

Observations were made during the PROLIG cruise (March 1980) in an area of 1000 nm² in the Liguro-Provençal Basin. The area covers the shelf break and the region offshore. The cruisetracks and zooplankton record positions are summarized in Fig. 1. Records were obtained from a modified high-speed Hai sampler (500- μ m mesh) connected to a pump (tube Hai pump, THP). The Hai is described by NELLEN and HEMPEL (1969) and BOUCHER and THIRIOT (1972). Mean volume of *in situ* filtered seawater was 7 m³ min⁻¹ at 5-kn speed. In the modified THP, the net is connected to an onboard peristaltic pump (Delasco) by a 3-cm diameter, armed rubber hose. The delivery rate of the pump is 24 l min⁻¹. The samples are continuously transferred on board to allow better spatial resolution. The volumes pumped, used only to transfer the organisms on board, are considerably less than in usual pumping systems (MILLER and JUDKINS, 1981).

The flattening in the peristaltic pump is not complete, so organisms flow through the interstices without damage. For example, fragile organisms such as Ctenophores, Siphonophores, and fish larvae and eggs are not injured.

Flow pattern was checked in the testing pool at the COB (Centre Océanologique de Bretagne, Brest, France) and ISTPM (Institut Scientifique et Technique des Pêches Maritimes, Lorient, France). The main observation was an acceleration of the flow at the end of the net due to the pump. The quick transfer of organisms reduces their accumulation at the end of the net, which causes mesh clogging.

The transfer time through the hose was tested by injecting *Artemia salina* (adults and

juveniles). The measured delay is close to the theoretical time of 154 s for 100 m of hose. The mean value of organism dispersion, defined as the time for recovering all organisms injected at one time, was 15 s. The characteristics are similar to those found by MACKAS and OWEN (1982) in a study of pump sampling system resolution.

The THP is towed at 5 kn. Sampling depth for all tows was fixed at 14 m and verified by reading a time-depth recorder (Benthos Inc). Pumping of sampled organisms from the THP was integrated over 5 or 10-min periods, using a small deck concentrator so that the animals in each sample came from a column of water 0.78 or 1.56 km long.

Physical and chemical parameters of the environment were recorded from a simultaneously towed multi-captor probe described by PRIEUR *et al.* (1981). Temperature, salinity, and scattering coefficient were measured *in situ*. Light scattering coefficient is considered to be an index of the total amount of fine suspended particles (<20 μm). The immersed pump gives water for continuous analysis of fluorescence, dissolved oxygen, and nutrients (BELLUAU *et al.*, 1982).

Zooplankton were identified and counted under a binocular microscope. Copepods were identified to species except for *Clausocalanus* genus, which were separated into three classes (A, B, and C) according to size. Copepodite stages were determined by anatomic criteria described by GAUDY (1962) for *C. helgolandicus* and according to numbers of swimming legs and abdominal segments for *E. rostrata*. GAUDY (1972) and RAZOULS (1972) discussed the mensuration choice, the discrimination criteria, and the methodology for population analysis. Significant subsamples for size measurements were calculated according to BOUCHER (1982a).

3.2.3 - PHYSICAL FEATURES OF THE LIGURIAN FRONT

The main features and some information on the nature of the Ligurian front in March 1980 are given in an unpublished report by PRIEUR (1983). The front is marked by a horizontally sharp salinity gradient between the peripheral zone ($S = 37.95 \times 10^{-3}$) and the central zone ($S > 38.30 \times 10^{-3}$) (Fig. 1a). The surface low-salinity water (density $\rho = 1028.65 \text{ kg m}^{-3}$) is 150 m thick near the coast. The vertical density gradient is $< 5 \times 10^{-2} \text{ kg m}^{-3}$ per 150 m. The central surface water ($\rho > 1029.00 \text{ kg m}^{-3}$) is also weakly stratified ($d\rho/dz < 5 \times 10^{-2} \text{ kg m}^{-3}$ per 300 m). Toward the coast, isopycnals plunge from the central zone at a rate about 100 m per 10 km (vertical slope 1%). As the temperature in March is approximately uniform ($13 \pm 0.3^\circ\text{C}$), the surface salinity gradient is representative of the density gradient in the surface layer.

The front is between the 38.00 and 38.20 isohalines but there are also significant gradients between 38.20 and 38.30; the frontal zone is delimited by the 38.20 to 38.30 isohalines. Further offshore the central zone is divided into two subranges, a marginal zone near the frontal zone where salinity varies between 38.30 and 38.45×10^{-3} and the homogeneous central zone, where salinity is almost uniform and higher ($S = 38.40 \times 10^{-3}$).

The maxima of fluorescence, considered to be an index of the algal biomass and local high nutrient concentrations, are inside the marginal zone (Fig. 3). The homogeneity of physical parameters allows this zone to be enriched in nutrients by vertical advection, probably induced by the fronts. In addition to the locally upwelled water there are small areas where surface water downwells and carries part of the algal biomass with it. Detailed dynamic structures in the frontal and marginal zones are also intricate, as indicated by the meanders of the front (PRIEUR, 1981; PRIEUR *et al.*, 1981).

3.2.4 SPATIAL DISTRIBUTION OF ZOOPLANKTONIC POPULATIONS IN RELATION TO HYDROLOGICAL FEATURES

Thirty four taxa were identified. The copepods are represented by *C. helgolandicus*,* *Neocalanus gracilis*, *Clausocalanus* type A,* B,* and C,* *E. rostrata*,* *Euchirella messinensis*, *Euchaeta* spp., *Temora stylifera*, *Pleuromamma gracilis*,* *P. piseki*, *Centropages typicus*,* *Lucicutia* spp., *Candacia armata*, *Acartia clausi*, *Oithona* spp.,* *Oncaea* spp., *Euterpina acutifrons*, *Sapphirina* spp., *Corycaeus* spp., and undetermined copepodites.* The other groups are Cladocerans, Euphausiids (*Calypptopsis*,* *Furcilia*,* and *Mysis* stages), decapod larvae, Amphipods, Isopods, Crustacean nauplii, Echinoderm larvae, the Pteropod *Cavolinia inflexa*, salps, fish larvae and eggs.

On a large scale the planktonic populations are distributed in close relation to the hydrological features. The relation has been studied through Principal Components Analysis (PCA). Only the taxa designated by an asterisk were retained for the PCA because of their high abundance or their frequent occurrence in the samples. A $\log(x + 1)$ transformation was used to stabilize the variance and reduce high absolute values of counts as compared to hydrological data. The variables are centred and reduced. The analysis allows one to define observation groups (symbols in Fig. 2) according to similarities in faunistical composition and hydrological features. The unitary vectors are projected on the first factorial plan to help interpretation of principal components (LEBART *et al.*, 1979). The main results are presented in Fig. 2. The first three principal components extract 70.56% of the variance. The first component (39.77% of the variance) separates the observations from the central water with high salinity ($>38.40 \times 10^{-3}$) and density from those of the coastal water with low salinity ($\sim 37.80 \times 10^{-3}$) and density.

The second component (extracted variance 17.46%) is defined by fluorescence, light scattering coefficient, and for a minor part by variations in the fraction of zooplanktonic taxa. Observations in the frontal water are separated from those in the coastal water by this second component. The coastal area is characterized on the one hand by minimum salinity, density, turbidity, and fluorescence and on the other hand by increasing fractions of *Clausocalanus* type A, *Oithona* spp., and undetermined copepodites. The frontal area is characterized by maximal values of the scattering coefficient and fluorescence. The higher densities of populations studied are associated with this area.

Differences in groups of observations are introduced by variations in the fractions of some species, particularly *E. rostrata* and *P. gracilis*.

Pleuromamma gracilis appears to be independent of the first factorial plane (components 1-2). The species is more closely linked ($r = 0.45$) to the third component (13.22% of variance). On the 1-3 plan the variable is in opposition to the other variables. This corresponds to a partition in night samples and day samples as shown on the 1-2 plan (Fig. 2, black dots). The abundance analysis shows that *P. gracilis*, known to be a strong migrator, is only present in the night samples and is always absent from the day samples. A second species, *C. inflexa*, shows the same migration towards the upper layer at night, where it is absent during the day. The species was not included in the analysis because its occurrence was limited to some parts of the records, which were always in the coastal zone. No noticeable migrations were found for the other analyzed species as shown also by the PCA analysis; *P. gracilis* and *C. inflexa* were the only two migrators.

The PCA analysis leads to the three separate hydrological systems, coastal, frontal, and

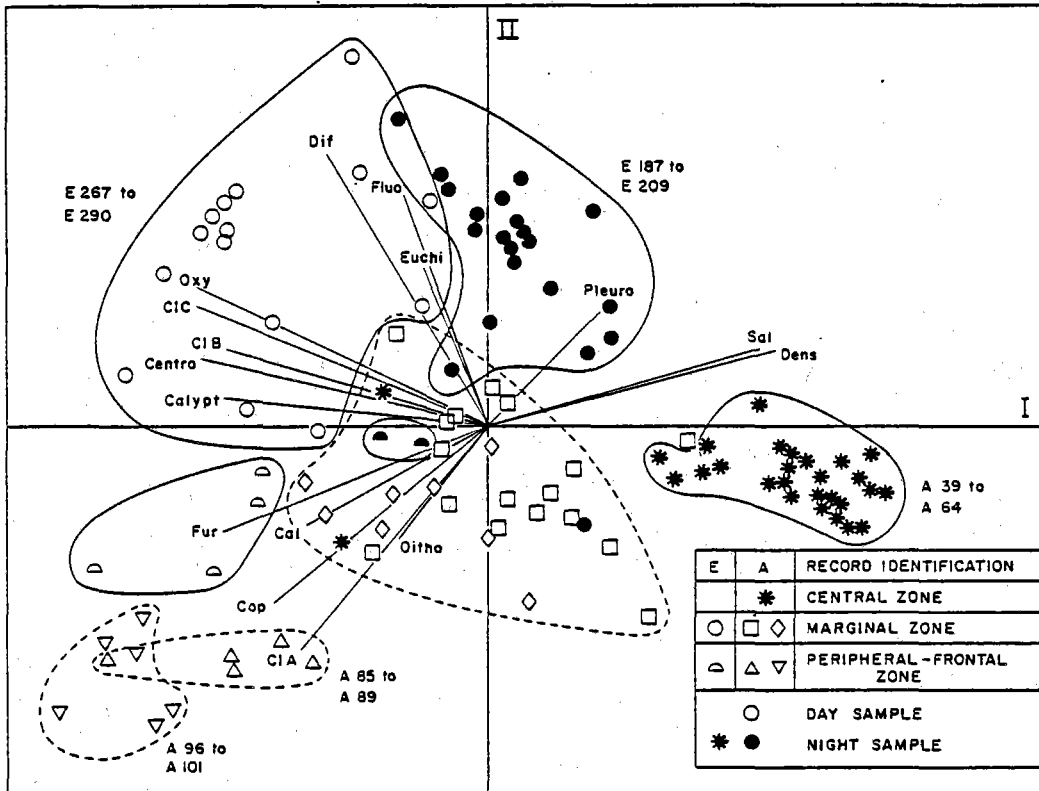


Fig. 2. Results of principal component analysis. Double projection of unitary vectors (variables) and observation groups (same symbols) in the first factorial plan (LEBART *et al.*, 1979). (Sal, Salinity; Den, Density; Dif, Scattering coefficient; Fluo, Fluorescence; Oxy, Dissolved oxygen; Cal, *Calanus helgolandicus*; CLA, CLB, CLC: *Clausocalanus* A, B, C; Euchi, *Euchirella rostrata*; Pleuro, *Pleuromamma gracilis*; Centro, *Centropages typicus*; Oitho, *Oithona* spp.; Cop, undetermined copepodites; Calypt, *Calypopsis*; Fur, *Furcilia*.)

central. Different zooplanktonic populations are associated with these hydrological structures. They are characterized by their total numbers and the fraction of species present. Globally high densities of *C. helgolandicus*, *Clausocalanus* B and C, *E. rostrata*, and *C. typicus* occur in the frontal zone. The abundance of these populations decreases in the coastal and central waters. Euphausiid larvae and *Clausocalanus* A are more abundant in the coastal water. No particular species is associated with the central zone characterized by a general decrease of population densities and the disappearance of coastal taxa.

The spatial structure of the populations is the dominant result of PCA ordination, which separates peripheral, central, and coastal zones. The partition is shown by the opposition between salinity-density and the population abundances along the first component. The increase of population densities separates a third group, which corresponds to the frontal boundary of the first two systems. Hydrological parameters are not very discriminant for the frontal group because of the high variability of temperature, salinity, and fluorescence in this area of sharp gradients.

Another type of analysis will now be used to solve the above question. The considerable increase of density for some species in the frontal zone (from 10 to 150 individuals m^{-3}) is

clearly shown by simultaneously plotting the variations of number of individuals, salinity, and fluorescence for different ship tracks crossing the front (Fig. 3). To eliminate the effect of relative abundance variations, we used the frequency of occurrence, which is the ratio of the number of individuals in a sample to the total number of the same species recorded along the ship track. For each of the records we observed the succession of three situations: peripheral water with low salinity, frontal water with a sharp increase of salinity and a first fluorescence maximum, then a marginal zone with higher, constant, salinity and a second fluorescence maximum. The sharp gradients observed in the front are representative of the complex vertical and horizontal movements of the area (PRIEUR, 1981). This representation emphasizes the continuous increase of the three population densities analyzed when crossing the front. This corresponds to a patch centered on the frontal area overlapping the peripheral part for *C. typicus* and the marginal part for *E. rostrata*. There is no strict concordance between the distribution of the patches for the three species. The thermohaline gradient appears more or less sharply depending on the orientation of the ship track. Its width varies from 5 to 8 km. *Calanus helgolandicus* patches are more concentrated and their mean width is 4 km. The phytoplankton patches (detected by increasing fluorescence and turbidity) are localized in the marginal zone at the end of the increasing salinity and there is no co-occurrence of maximal zooplankton and phytoplankton densities.

The juveniles of the three species account for the increasing densities observed in the frontal

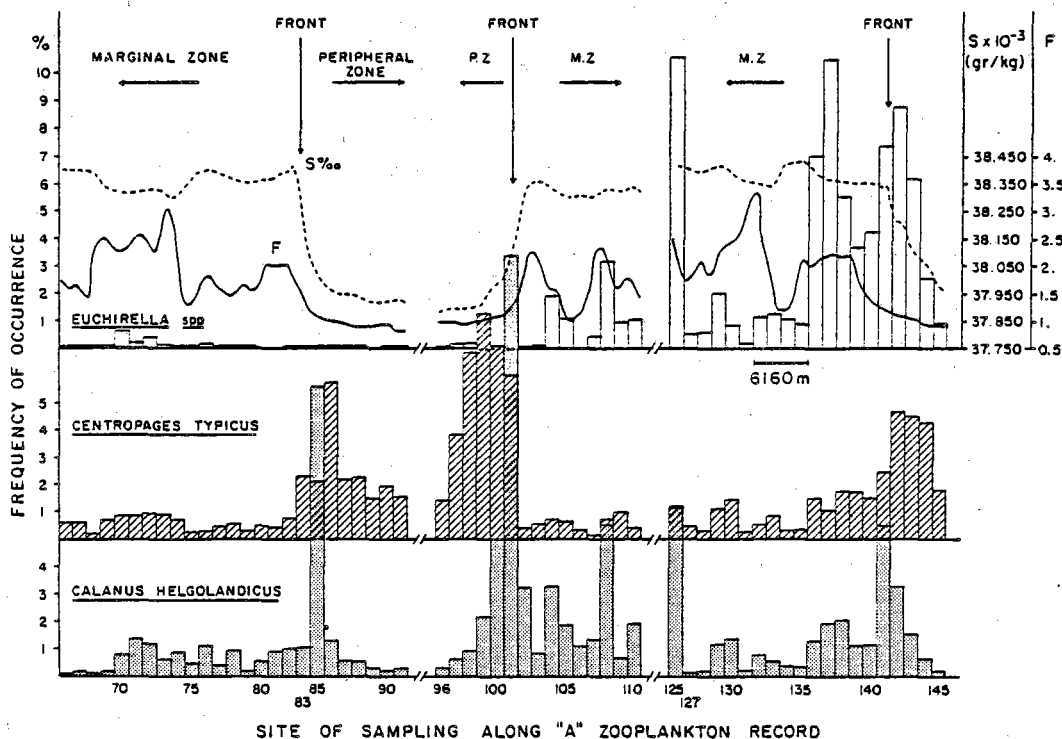


Fig. 3. Increase of relative occurrence frequencies (ratio of the abundance in each sample to the total number recorded along the ship track, in percent) for *Calanus helgolandicus*, *Centropages typicus*, and *Euchirella rostrata* and of salinity and fluorescence (F) when crossing over the front during record A.

area. Such an increase of abundance has been shown in the shelf break south of Nova Scotia by HERMAN *et al.* (1981), who suggested that convergence is a possible transport mechanism that results in an accumulation of *C. finmarchicus* and small copepods. The hypothesis of a physical transport implies that populations in the front are issued from neighbouring areas and consequently their demographic characteristics should be similar or compatible with the time evolution. In the next section we study this problem by an analysis of size and demographic structure of some copepod populations.

CALANUS HELGOLANDICUS POPULATION STRUCTURE RELATED TO THE FRONTAL AREA

Distribution of developmental stages

Individuals were counted for each copepodite stage CIII, CIV, CV, and CVI or adults. Abundance of each stage is plotted with salinity and fluorescence variations. Three successive records are summarized (Fig. 4) at, respectively, 4 and then 14-day intervals (stage CIII with very low abundance is not represented). Copepodites CIV and CV are responsible for the increasing abundance in the frontal zone. Their numbers decrease in the peripheral zone. On the contrary, adults (CVI), which have a lower abundance, do not show such an increase and their distribution is more or less uniform in the area.

Although CIV and CV show the same general variations there is no strict spatial relation between the abundance of the three stages. More precisely the peaks with the same variations of abundance for CIV and CV (A101, 105; B32, 43; E159) alternate with peaks where the variations are opposed (A103, 109; B37, 45; E156). The results are similar for all records obtained during the cruise. The differences in the spatial distribution of the three stages are expressed by variations of their relative frequency (ratio of the abundance of each stage to the total population in each sample, Fig. 5). Adults are frequent in the coastal zone where they constitute 30% of the population. This high fraction is introduced by the decrease of copepodite abundances, but the total number of adults does not change markedly between coastal and frontal areas. On the contrary CIV and CV are dominant in the frontal area, where we observed alternatively samples with dominants CIV (Fig. 5, samples: A101, B37, E153) and others a few kilometers away, with CV dominants (A103, B32, E156). Each patch had a width of 1.5 to 3 km. Such differences between the patches can be regarded as a juxtaposition of populations differing by their age (as the fraction of copepodite stages) or as a differential distribution of developmental stages.

Size criteria are used to complement the analyses of demographic structures to choose between the two hypotheses. The size (cephalothoracic length) of the copepods is related to environmental conditions (temperature, available food, etc.) and the species body size of the individuals during their growth (VIDAL, 1980a, b). Consequently individuals of a cohort (issued from the same spawning then growing together) will have similar size; on the contrary, sizes will vary for different cohorts. Determination of the origin of individuals is based on the use of the different criteria defined (size, age, etc.) for describing the population structure (GAUDY, 1972; BOUCHER, 1982a).

Size analysis of Calanus helgolandicus

Dispersion of the measured lengths is low, which agrees with general knowledge for spring generation of *C. helgolandicus* in the Mediterranean Sea (GAUDY, 1972). Measurements were made on 3000 organisms from 25 samples. Mean sizes are globally similar for the three hydrological systems. Values are 1.56 to 1.88 mm for CIV (mean $m = 1.67$, coefficient of

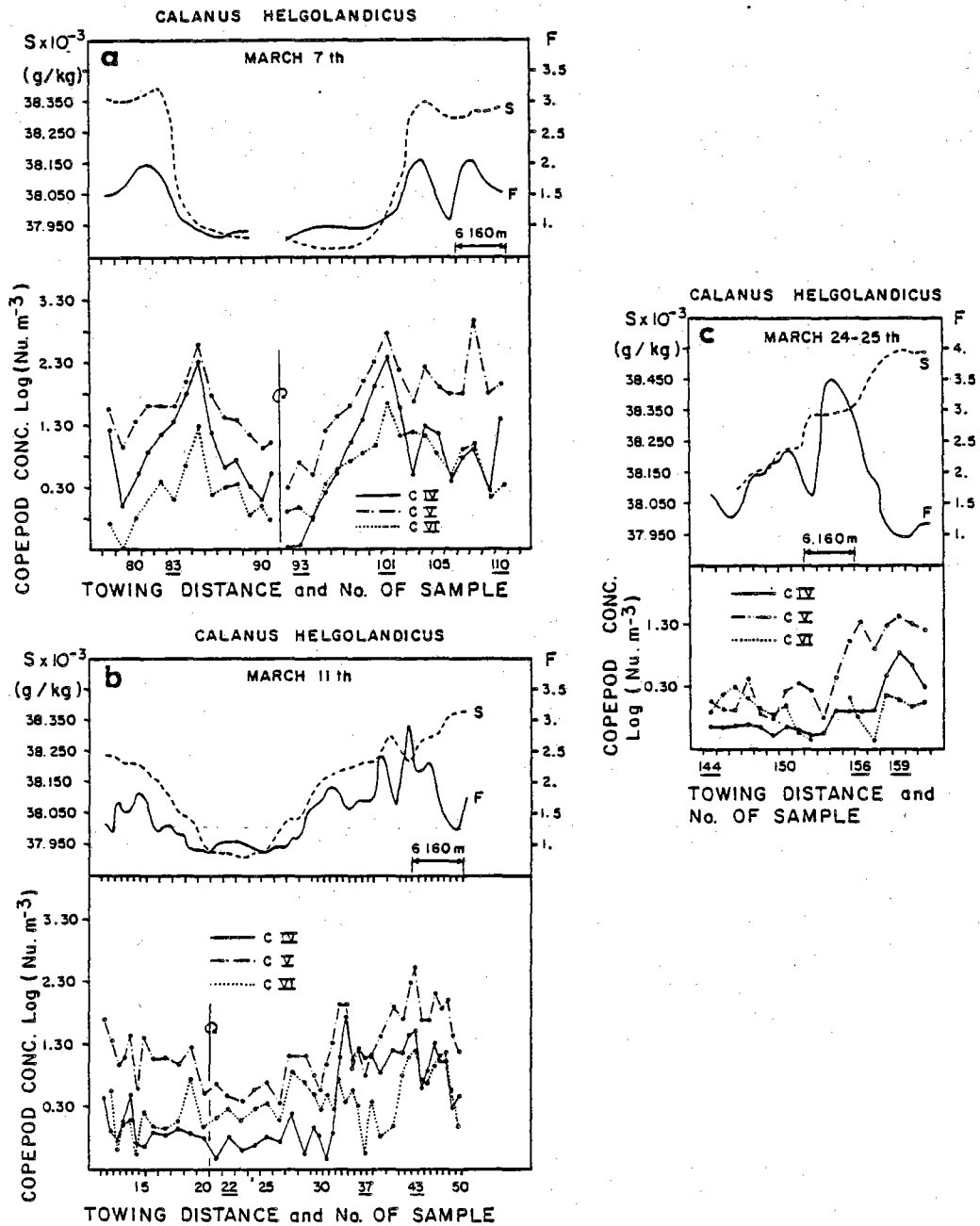


Fig. 4. Variations of salinity and fluorescence (F) relative to concentrations [$\log(\text{number} \times \text{m}^{-3} + 1)$] of *C. helgolandicus* CIV, CV, and adults when crossing over the front during record A (a) 7 March, B (b) 11 March, and C (c) 24–25 March. The ship track turned at the coastal water during A and B.

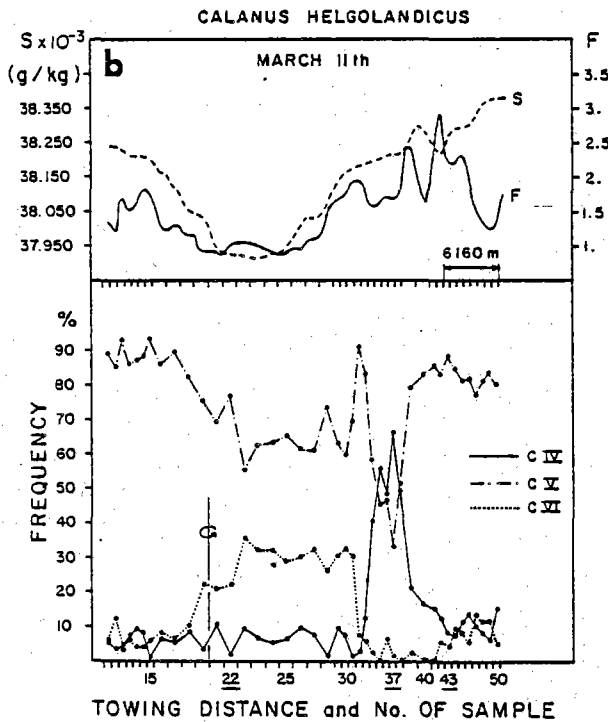
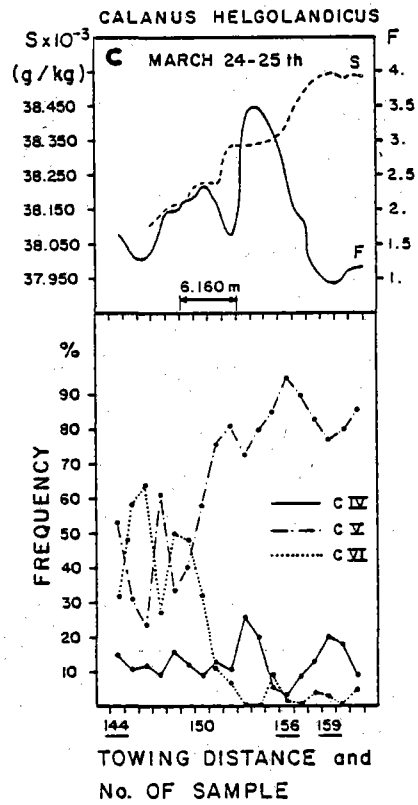
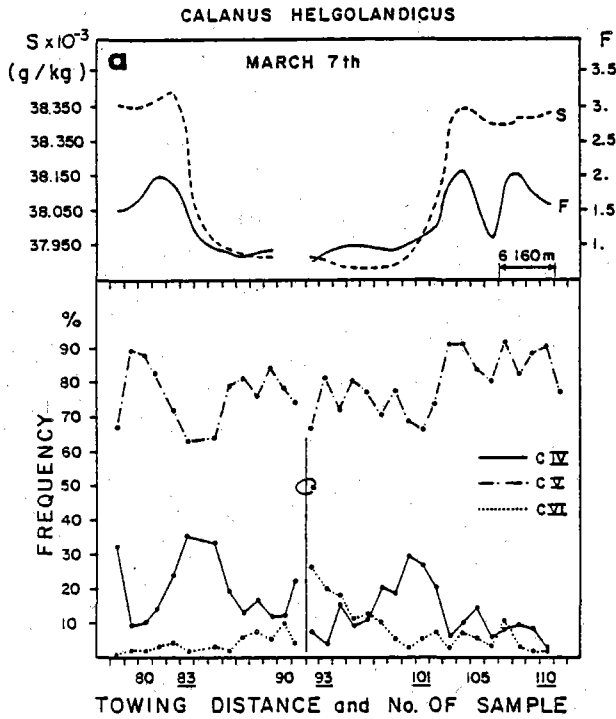


Fig. 5. Variations of developmental stage frequencies (ratio of the abundance of each stage to the total population in each sample, in percent) of *C. helgolandicus* relative to salinity and fluorescence (F) variations during record A (a), B (b), and C (c). Size histograms of organisms from underlined samples are presented in Fig. 6.

variation C.V. = 3%), 1.88 to 2.60 mm for CV ($m = 2.20$, C.V. = 12.4%), and 2.08 to 2.80 mm for adults. The coefficient of variation of the CV mean size is higher. Size frequency histograms of CIV, CV, and CVI are compared among peripheral, frontal, and central zones (Fig. 6).

Higher size dispersion of the copepodites V correspond to significant differences in the size distributions of this stage for the different patches sampled in the frontal zone: copepodite V samples in patches with low percentages of CIV are larger ($m = 2.24$, C.V. = 6.70%) than those samples in patches with high percentage of CIV ($m = 2.13$, C.V. = 7.0%) (Fig. 6, frontal area). Copepodites IV from the two types of patches have identical sizes. The similar sizes with low dispersion of CIV and CVI in the three systems lead me to reject the hypothesis of two distinct populations and to conclude that there are two cohorts differing in age (CIV and CV fractions) and CV sizes in the front. In the peripheral and central waters the cohorts are not distinguishable. Similarity of size frequency histograms in central and peripheral areas

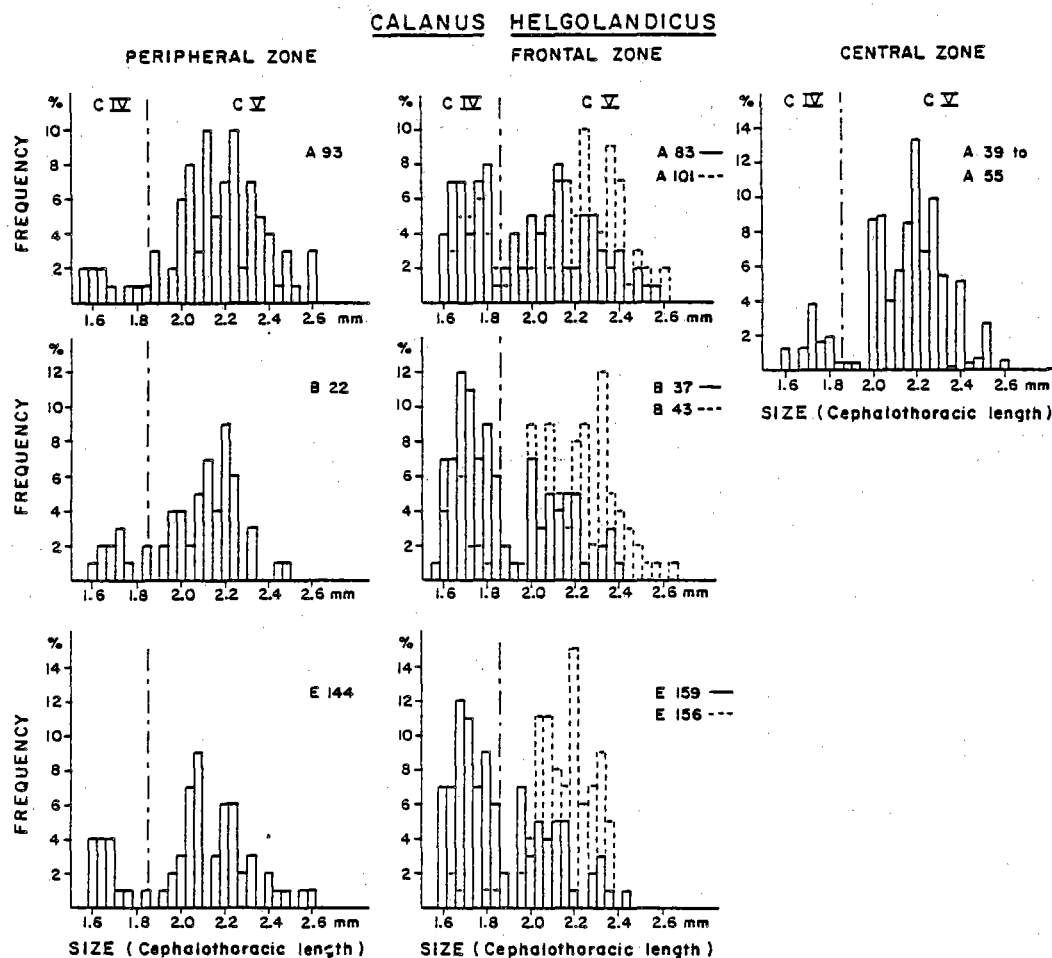


Fig. 6. Size frequency histograms of *C. helgolandicus* CIV and CV in peripheral, frontal, and central systems. There was no change during the time of the observations (record A 7 March, record B 11 March, and record E 24–25 March).

corresponds to a mixing of organisms from the two cohorts. Size frequencies and proportions of copepodite stages did not change during the 20 days of observation (Fig. 6).

The results confirm the differential distribution of juveniles and adult stages of *C. helgolandicus* in the Liguro-Provençal Basin. Adults with low abundance are uniformly distributed in all the area studied, and their distribution is independent of the front. On the contrary, juveniles are concentrated in the frontal zone. The two cohorts are separately and persistently localized in the zone. In peripheral and central water two cohorts are mixed, but the mixing involves only a fraction of the organisms, as is evident from the very low abundances observed (Figs 3 and 4).

Periodic sampling was carried out during 1981 and 1982 from the N.O. *Korotneff* from Station Zoologique de Villefranche-sur-Mer (France). *Calanus helgolandicus* disappears from the area from summer to winter although the front is observed permanently. The return of *C. helgolandicus* begins in January, when only the adults are present. The results are similar to those obtained in the coastal area during 1972 (SEGUN, 1981). The time-space differences in the distribution of developmental stages of *C. helgolandicus* during its biological cycle correspond to an ontogenic migration.

ANALYSIS OF POPULATION STRUCTURE FOR *EUCHIRELLA ROSTRATA*

The population structure of *E. rostrata* was also analyzed. The species shows an increasing abundance in the front, as does *C. helgolandicus* (Fig. 3). Copepodite stages CIII, CIV, and

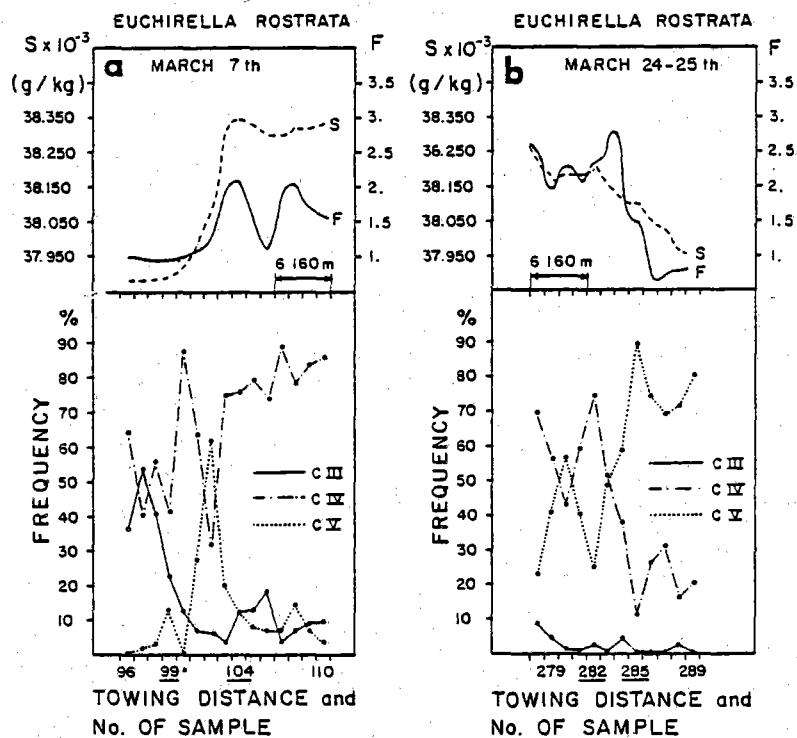


Fig. 7. Variations of developmental stage frequencies (ratio of each stage abundance to the total population in each sample, in percent) of *E. rostrata* relative to salinity and fluorescence (F). Variations during record A (a) 7 March and E (b) 24-25 March. Size histograms of organisms from underlined samples are shown in Fig. 8.

CV were simultaneously present. The copepodites had a differential spatial distribution characterized by inverse variations of the stage frequencies (Fig. 7). As with *C. helgolandicus* there were CIV-dominant patches neighbouring CV-dominant patches without mixing. The sizes of copepodites differed in the two types of patches, but the differences were maintained for the three stages (Fig. 8). So we conclude that there were two populations. The populations aged during the cruise as shown by the decrease of the CIII (young stage) frequency and the increasing frequency of stage CV. The CV-dominant samples were observed more frequently at the end of the cruise (record E) than 18 days earlier (record A). Nevertheless the two populations were localized separately in the frontal zone. As with *C. helgolandicus* the two populations were mixed outside the frontal zone. Adults of *E. rostrata* were scarce and did not increase even at the end of the cruise when the population appeared to be older. *Euchirella rostrata* also leaves the upper layer from summer to winter as does *C. helgolandicus* and time-space differences in its distribution also correspond to an ontogenic migration.

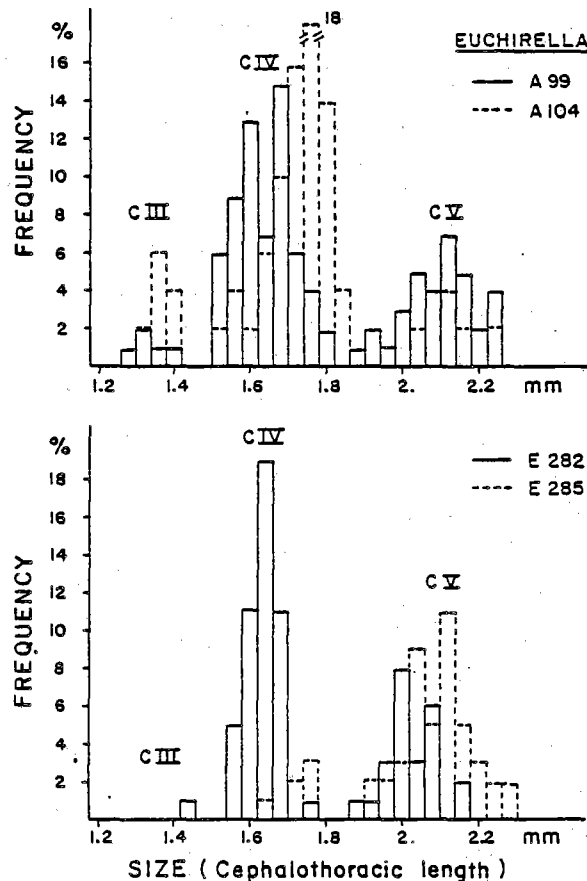


Fig. 8. Size frequency histograms of *E. rostrata* CIII, CIV, and CV sampled in the frontal zone. Decrease of the CIII and CIV frequencies with increasing CV from record A (7 March) to record E (24-25 March).

3.2.5 - DISCUSSION

Ontogenic migration and localization

Localization in the Liguro-Provençal front of copepodites of *C. helgolandicus* and *E. rostrata* appears at a specific period of their life cycle that corresponds to a time phase in their ontogenic migrations. Numerous examples of such migrations are known for the Calanidae family. This is the case of *C. helgolandicus* in the California current (LONGHURST, 1967), *C. marshallae* from the Oregon coast (PETERSON *et al.*, 1979), and *Calanoides carinatus* from the Gulf of Guinea (BINET and DE SAINTE CLAIRE, 1975). In the Mediterranean Sea annual time-space differences in the distribution of *C. helgolandicus* near the Castellon Coast (VIVES, 1978) are probably of the same nature. The localization of juveniles in the upper layer during high primary production periods (upwelling, spring blooms, coastal fronts) is favourable to the development of the species. Following the scheme of ontogenic migration, patches of copepodites IV and V observed in the Liguro-Provençal front could result from the *in situ* development of juveniles issued from adults appearing in the area in January. Such an interpretation is reinforced by the observation of separate cohorts in the Ligurian front and their mixing outside.

Maintenance of a fixed localization by the cohorts despite the complex dynamics of the water masses and the geographical displacements of the front itself implies active swimming by the organisms. Our observations gave no direct evidence of such behaviour, but it is theoretically possible. Fine scale displacements are sufficient for maintaining copepods in upwelling water because of the short distance between up and down-welling water (PRIEUR, 1981; PRIEUR *et al.*, 1981), and the speeds of the currents are compatible with the speeds of copepods. Convergence currents in the area have mean speeds of some cm s^{-1} and some mm s^{-1} for the vertical velocity (GASCARD, 1977). Such speeds are lower than those reported for copepods (15 to 30 cm s^{-1} , CLUTTER and ANRAKU, 1968). Such displacements were suggested for *A. clausi*, which aggregate in coastal zones with strong tidal currents (ALLDREDGE and HAMMER, 1980); such dynamic processes could help maintain organisms in a particular locality, but their influence depends on the behaviour of the organisms.

Our results indirectly confirm differential propulsion by copepods. First, the distribution of adults is independent of the front in spite of the fact that there are no marked differences between adult and copepodite swimming capacities and morphological features. Furthermore, the species localized in the front (*C. helgolandicus* and *E. rostrata*) do not have diurnal vertical migrations although they do so migrate in other ecological circumstances, while other species such as *P. gracilis*, with a wider distribution in the area, do migrate at this time in the region. The last observation is similar to those of HERMAN *et al.* (1981), who observed the disappearance of the diurnal vertical migration of frontal populations south of Nova Scotia.

Origin of the localization and how it is maintained

The observations raise the question of the respective roles of physical and biological processes in the appearance and maintenance of spatial patterns. At large spatial scales the two causes are frequently invoked to explain observed distributions. Transport by currents associated with vertical migrations explains the maintenance of copepod populations in the Moroccan and Mauritanian upwelling areas (BOUCHER, 1982b) and in the Oregon coastal upwelling system (PETERSON *et al.*, 1979; WROBLEWSKI, 1982). In the case of the Liguro-Provençal Basin such an explanation is consistent with the coastal distribution of *Cavolinia inflexa* and the offshore distribution of *P. gracilis*.

At fine scales, observed spatial distributions are generally explained by dynamic features as direct causative agents (HAURY *et al.*, 1978). However it is obvious from the observations reported here that the same dynamic feature does not cause the same spatial distribution for all the similar species studied. We observed a superposition of large-scale peripheral and central distribution with a fine-scale frontal localization. The spatial distribution of copepods in relation to hydrological structure differs with species and development stage. Such a multi-scale response demonstrates that the biological state and behaviour have a preponderant influence on the localization. If the physical characteristics of the front play a major role, its dynamic influence is evidently secondary in favouring or inhibiting the persistence of spatial distributions.

Acknowledgements—We thank A. Menesguen for his helpful assistance in mathematical analysis, L. Prieur, P. Gros, A. Cavanié, and J. Mendoza for their critical review of the manuscript, and M. H. Omnes for her counting and measuring of organisms. We also thank the crew and the officers of the N.O. *Le Suroit* for their able assistance during the PROLIG cruise. The research was supported by CNRS (GRECO 34) and CNEXO (project 111 121).

REFERENCES

- ALLDREDGE A. L. and W. M. HAMMER (1980) Recurring aggregation of zooplankton by a tidal current. *Estuarine and Coastal Marine Science*, **10**, 31–37.
- BELLUAU M., F. BLANC and B. COSTE (1982) Structure hydrologique à petite échelle dans la zone de divergence de la mer Ligure (Méditerranée Nord-Occidentale). Etude par l'analyse en composantes principales de séries spatio-temporelles multiples. *Marine Biology*, **70**, 283–293.
- BETHOUX J. P., L. PRIEUR and F. NYFFELER (1982) The water circulation in the North Western Mediterranean sea, its relations with wind and atmospheric pressure. In: *Hydrodynamics of semi enclosed seas*, J. C. J. NIHOUL, editor, Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam, pp. 129–142.
- BINET D. and E. SUISSSE DE SAINTE CLAIRE (1975) Le copépode planctonique *Calanoides carinatus*. Répartition et cycle biologique au large de la Côte d'Ivoire. *Cahiers de l'ORSTOM, série Océanographie*, **13**, 15–30.
- BOUCHER J. and A. THIRIOT (1972) Zooplankton et micronecton estivaux des deux cents premiers mètres en Méditerranée Occidentale. *Marine Biology*, **15**, 45–56.
- BOUCHER J. (1982a) Peuplement de copépodes des upwellings côtiers Nord-Ouest africains. I—Composition faunistique et structure démographique. *Océanologica Acta*, **5**, 49–62.
- BOUCHER J. (1982b) Peuplement de copépodes des upwellings côtiers Nord-Ouest africains. II—Maintien de la localisation spatiale. *Océanologica Acta*, **5**, 199–207.
- CLUTTER R. I. and M. ANRAKU (1968) Avoidance of samplers. In: *Zooplankton sampling*, UNESCO, Paris, pp. 57–76.
- GASCARD J. C. (1977) Quelques éléments de la dynamique de formation des eaux profondes méditerranéennes. Thèse de Doctorat d'Etat, Université de Paris VI, 146 pp.
- GAUDY R. (1962) Biologie des copépodes pélagiques du Golfe de Marseille. *Recueil des Travaux de la Station Marine d'Endoume*, **42**, 93–184.
- GAUDY R. (1972) Contribution à la connaissance du cycle biologique des copépodes du Golfe de Marseille. Etudes du cycle biologique de quelques espèces caractéristiques. *Téthys*, **4**, 175–242.
- GOSTAN J. (1968) Contribution à l'étude hydrologique du bassin Liguro-Provençal entre la Riviera et la Corse. Thèse de Doctorat d'Etat, Université de Paris VI, 214 pp.
- GOY J. and A. THIRIOT (1976) Conditions estivales dans la divergence de Méditerranée Nord-Occidentale. II—Macroplankton et micronecton. Etude qualitative et estimation quantitative des cnidaires et des euphausiacés. *Annales de l'Institut Océanographique*, **52**, 33–44.
- HAURY L. R., J. A. MCGOWAN and P. H. WIEBE (1978) Patterns and processes in the time-space scales of plankton distributions. In: *Spatial pattern in plankton communities*, J. H. STEELE, editor, Plenum Press, New York, pp. 277–327.
- HAURY L. R. and P. H. WIEBE (1982) Fine scale multi species aggregation of oceanic zooplankton. *Deep-Sea Research*, **29**, 915–921.
- HERMAN A. W., D. D. SAMEOTO and A. R. LONGHURST (1981) Vertical and horizontal distribution patterns of copepods near the shelf break South of Nova Scotia. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **38**, 1065–1076.
- POPKINS T. S. (1978) Physical processes in the Mediterranean basins. In: *Estuarine transport processes*, B. KJERFVE, editor, University of South Carolina Press, pp. 269–310.

- JACQUES G., M. MINAS, J. NEVEUX, P. NIVAL and G. SLAWYCK (1976) Conditions estivales dans la divergence de Méditerranée Nord-Occidentale. III—Phytoplancton. *Annales de l'Institut Océanographique*, 52, 141–152.
- LACOMBE H. and P. TCHERNIA (1972) Caractères hydrologiques et circulation des eaux en Méditerranée. In: *The Mediterranean Sea*, D. J. STANLEY, editor, Dowden, Hutchinson & Ross, Stroudsburg, PA, pp. 26–36.
- LEBART L., A. MORINEAU and J. P. FENELON (1979) *Traitement des données statistiques*. Dunod, 501 pp.
- LONGHURST A. R. (1967) Vertical distribution of zooplankton in relation to the eastern Pacific oxygen minimum. *Deep-Sea Research*, 14, 51–63.
- MACKAS D. L. and R. W. OWEN (1982) Temporal and spatial resolution of pump sampling systems. *Deep-Sea Research*, 29, 883–892.
- MILLER C. B. and D. C. JUDKINS (1981) Design of pumping systems for sampling zooplankton with descriptions of two high-capacity samplers for coastal studies. *Biological Oceanography*, 1, 29–56.
- NELLEN VAN N. and G. HEMPEL (1969) Versuche zur Fängigkeit des "Hai" und des modifizierten Gulf V Plankton samplers "Nackthai". *Berichte der Deutschen Wissenschaftlichen Kommission für Meeresforschung*, 20, 141–154.
- NIVAL P. (1976) Relations phytoplancton-zooplancton: essai de modélisation. Thèse de Doctorat d'Etat, Université de Paris VI, 1, 220 pp.
- NYFFELER F., J. RAILLARD and L. PRIEUR (1980) Le bassin liguro-provençal, étude statistique des données hydrologiques 1950–1973. *Rapports Scientifiques et Techniques du CNEXO*, 42, 163 pp.
- PETERSON W. T., C. B. MILLER and A. HUTCHINSON (1979) Zonation and maintenance of copepod populations in the Oregon upwelling zone. *Deep-Sea Research*, 26, 467–494.
- PRIEUR L. (1979) Structures hydrologiques, chimiques, biologiques dans le Bassin Liguro-Provençal. *Rapport et procès-verbaux des réunions. Commission internationale pour l'exploration scientifique de la Mer Méditerranée*, 25/26, 75–76.
- PRIEUR L. (1981) Hétérogénéité spatio-temporelle dans le bassin liguro-provençal. *Rapport et procès-verbaux des réunions. Commission internationale pour l'exploration scientifique de la Mer Méditerranée*, 27, 77–179.
- PRIEUR L. (1983) Bilan des opérations en mer Ligure. Compte rendu d'activités 1980–1983 du GRECO 34 au CNRS, pp. 37–61. (Unpublished document.)
- PRIEUR L., J. P. BETHOUX, M. ALBUISSON, L. WALD and J. M. MONGET (1981) A comparison between intraregional satellite images and sea truth measurements. In: *Oceanography from space*, J. R. GOWER, editor, Plenum, New York, pp. 159–167.
- RAZOULS C. (1972) Estimation de la production secondaire (copépodes pélagiques) dans une province nérétyque méditerranéenne (Golfe du Lion). Thèse de Doctorat d'Etat, Université de Paris VI, 301 pp.
- SEGUIN G. (1981) Dynamique des copépodes pélagiques en rade de Villefranche-sur-Mer à partir de prélèvements quotidiens (année 1972). Bilan quantitatif et écologique. *Océanologica Acta*, 4, 405–414.
- STEELE J. H. (1978) Some comments on plankton patches. In: *Spatial pattern in plankton communities*, J. H. STEELE, editor, Plenum Press, New York, pp. 1–20.
- VIDAL J. (1980a) Physioecology of zooplankton. I—Effects of phytoplankton concentration, temperature and body size on the growth rate of *Calanus pacificus* and *Pseudocalanus* sp. *Marine Biology*, 56, 111–134.
- VIDAL J. (1980b) Physioecology of zooplankton. II—Effects of phytoplankton concentration, temperature and body size on the development and molting rates of *Calanus pacificus* and *Pseudocalanus* sp. *Marine Biology*, 56, 135–146.
- VIVES F. (1978) Sobre la distribución de *Calanus helgolandicus*. Claus (Copepoda Calanoida) en el Mediterraneo Occidental. *Resultados de Expediciones Científicas del Buque Oceanográfico Cornide de Saavedra*, 7, 78–83.
- WROBLEWSKI J. S. (1982) Interaction of currents and vertical migration in maintaining *Calanus marshallae* in the Oregon upwelling zone—a simulation. *Deep-Sea Research*, 29, 665–686.

3.3 - Analyse des processus biologiques à l'échelle annuelle

Un des objectifs de cette étude est de vérifier l'interprétation de la localisation des populations de Calanus helgolandicus et d'Euchirella rostrata dans le front liguro-provençal comme une phase particulière du cycle annuel de ces espèces. Cependant, cet objet peut être généralisé aux cas des autres espèces :

Les espèces pérennantes de cette région conservent-elles tout l'année les distributions spatiales observées au printemps ?

Quelles sont les distributions des espèces hivernales ?

Existe-t-il des différences d'influence de l'hydrodynamique au cours de l'année ?

Des enregistrements en continu des populations zooplanctoniques ont été réalisés le long d'une radiale perpendiculaire à la côte et coupant les structures frontales. Ces enregistrements répétés à court intervalle (< 5 h) ont été réalisés à différentes saisons pour estimer à la fois la reproductibilité des distributions spatiales à petite échelle et leur évolution au cours de l'année. La série complète est constituée de comptages d'abondances d'une centaine de taxons, pour deux séries de 60 à 70 prélèvements successifs, répétés à 5 reprises entre juin 1981 et fin mars 1982.

L'extraction de l'information contenue dans cette masse importante de données a été réalisée par l'utilisation conjointe de traitements statistiques (analyses en composantes principales) et de classiques tracés de courbes de variations d'abondances en fonction du temps et de l'espace. Ces différents traitements ont été conduits indépendamment les uns des autres. Ils incluent tous, à différents degrés, une part de subjectivité due à l'intervention de l'analyste dans le choix de la méthode d'analyse, des prétraitements et/ou des transformations de données. Ce travail a été réalisé en coopération avec F. IBANEZ pour les traitements mathématiques et L. PRIEUR pour les aspects hydrologiques et hydrodynamiques. La publication commune (annexe n° 7) détaille les techniques utilisées, leurs intérêts et leurs limites. La discussion critique des opérations successives permet d'apprécier la confiance que l'on peut accorder à l'une ou l'autre de ces analyses. Dans le cas de cette étude, la cohérence réciproque des interprétations et la convergence des résultats fournissent un critère supplémentaire d'appréciation.

3.3.1 - Analyse "classique" des données biologiques

Quelques espèces de copépodes telles Neocalanus gracilis, Nannocalanus minor, Eucalanus spp., Euchaeta sp., Pleuromamma abdominalis et P. robusta présentent une augmentation de leur abondance entre les deux séries de prélèvements effectuées à l'aller et au retour de la radiale (de 0 à quelques dizaines d'individus par m³). Elles ne sont présentes dans les prélèvements que la nuit. Ces variations d'abondance entre le jour et la nuit sont expliquées par des migrations nyctémérales, comportement connu pour ces espèces (MAZZA, 1963, 1968 ; HURE et al., 1974).

Pour les autres taxons, les variations d'abondances le long de chaque enregistrement sont tracées en regard des caractéristiques dynamiques : densité moyenne intégrée sur cinq minutes et nature de la structure dynamique. Ces courbes sont établies pour chacun des dix enregistrements où le taxon est représenté. L'analyse de ces courbes révèle pour chaque espèce des différences saisonnières d'abondance et une distribution en agrégats (figures 2, 3 et 4). Ces agrégats ont une dimension perpendiculaire à la côte de 4 à 7 km. Temora stylifera (figure 2) est un exemple d'espèce côtière. Cette espèce n'est présente qu'en automne et au début de l'hiver.

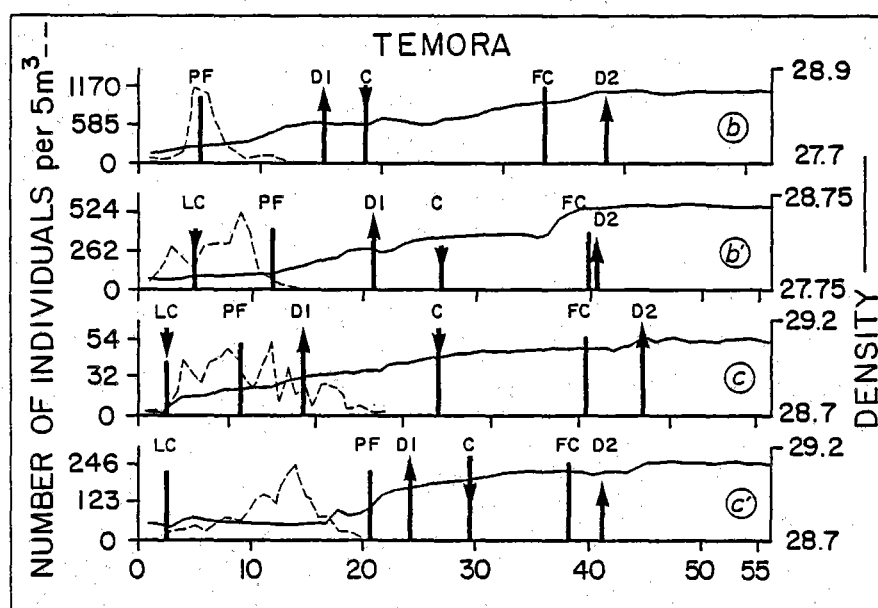


Figure 2 - Variations d'abondance (pointillés) de Temora stylifera, en relation avec les variations de densité (trait plein) le long d'un profil horizontal (les prélèvements successifs correspondent chacun à 750 m de trajet). Les points remarquables de la structure hydrologique sont indiqués par des traits ou des flèches verticales. Seuls figurent les profils côte - large de novembre (b) et retour (b'), de janvier (côte - large (C) et retour (C')), T. stylifera était absent dans les autres enregistrements (BOUCHER et al., Annexe 8).

Sa distribution est limitée vers le large par la première divergence D1. La présence d'individus au-delà de cette limite n'est observée que pour un enregistrement mais en abondance très faible ($< 5 \text{ ind.m}^3$).

Les plus fortes concentrations sont observées en novembre et janvier à la frontière PF des zones périphérique et frontale. Cette distribution est conservée en mars bien que les concentrations observées soient plus faibles à cette période.

Les abondances les plus fortes (450 ind.m^3) de Calanus helgolandicus sont localisées dans la zone marginale et à proximité de la divergence profonde (figure 3). Les distributions spatiales de cette espèce ne sont pas conservées aussi strictement au cours de l'année que celles de T. stylifera. Quelques individus sont présents dans la zone périphérique en hiver (de 80 ind.m^3 en janvier à 15 ind.m^3 en mars). Toutefois, ces individus ne représentent qu'une faible portion de l'ensemble des individus de l'espèce présents sur la radiale.

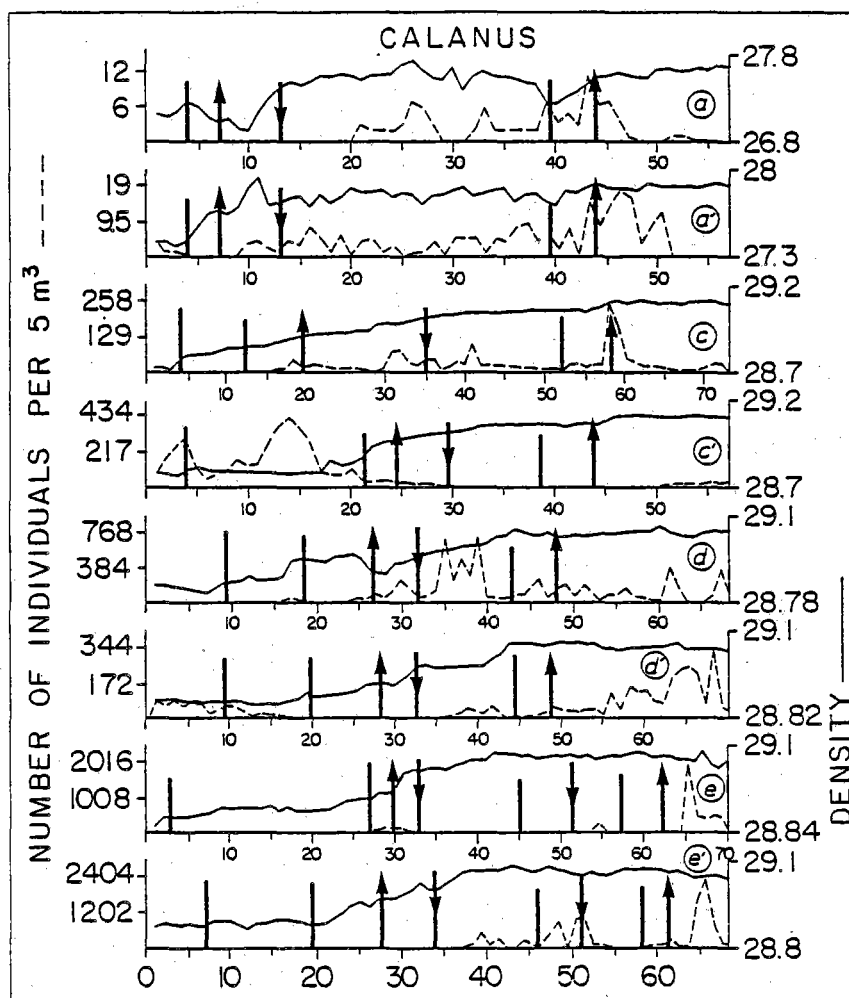


Figure 3 - Même représentation que la figure 2 pour Calanus helgolandicus.

Les dates de chaque enregistrement 10 juin, 3 novembre, 10 janvier, 3 et 30 mars, sont symbolisées par les lettres de a à e pour les radiales parcourues dans le sens côte - large et avec un "'" pour le parcours retour. C. helgolandicus était absent en novembre (BOUCHER et al., Annexe 8).

La distribution spatiale d'Acartia clausi (figure 4) est plus variable avec les saisons que les deux précédentes. Pour la plupart des enregistrements, les pics d'abondance sont observés au début de la zone frontale jusqu'à la première divergence. Ceci est particulièrement évident au printemps (mars-avril), saison où les abondances absolues les plus élevées sont observées. Cependant, des pics secondaires peuvent être observés à l'extrémité de la zone frontale près de la divergence profonde D2.

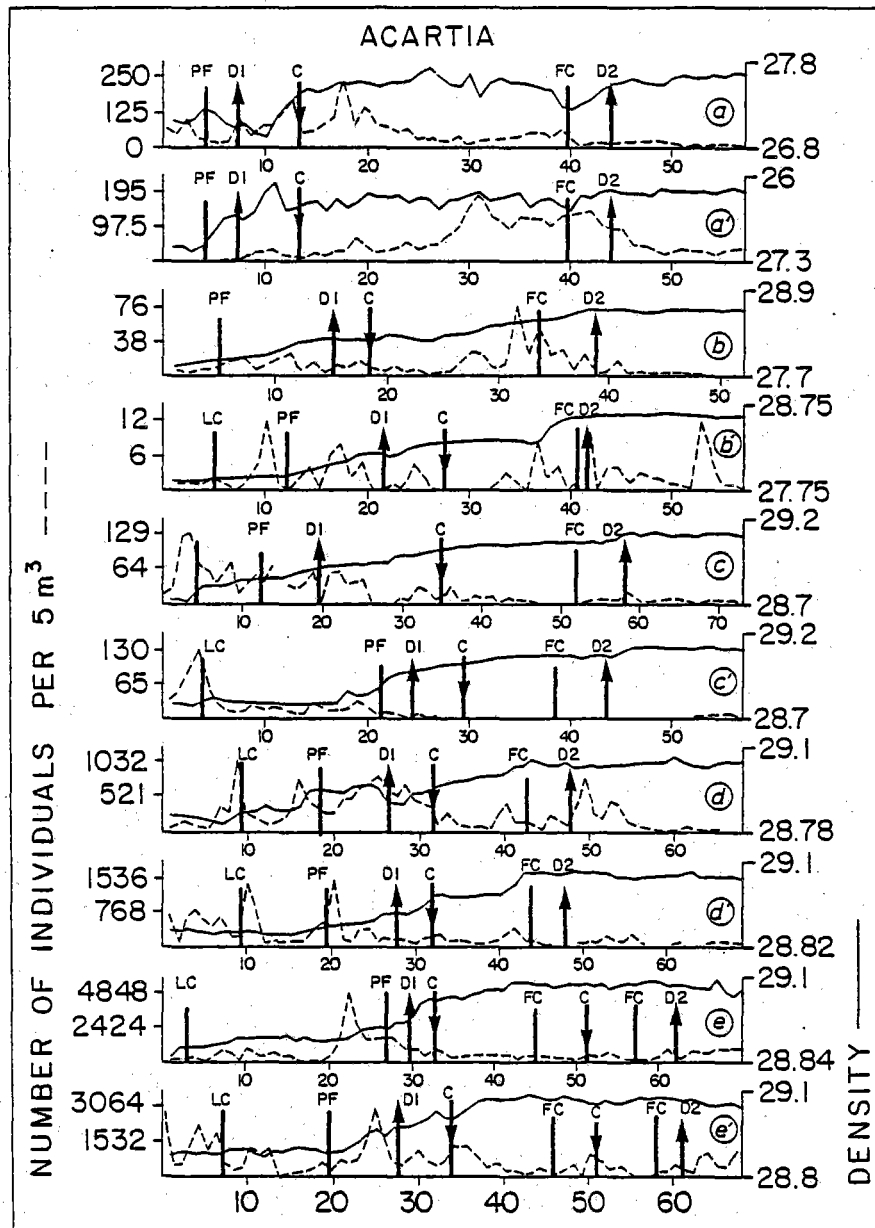


Figure 4 - Même représentation que les figures 2 et 3 mais pour Acartia clausi. (BOUCHER et al., Annexe 8).

La distribution spatiale, les relations avec la structure physique et les variations saisonnières pourraient être analysées ainsi pour les différents taxons. Une telle analyse serait fastidieuse pour le lecteur et comporte des risques de biais d'interprétation. Des traitements mathématiques ont été utilisés pour définir des types de distribution, classer les sources spatiales et temporelles de variations et analyser les relations entre structures physique et biologique. Il était cependant nécessaire, avant d'exposer le résultat de ces traitements, d'illustrer d'une part la nature des données biologiques originales, et d'autre part la robustesse des variations observées. Pour ce dernier point en particulier, si des maximums d'abondances sont observés pour chaque enregistrement et associés à des structures physiques particulières, il existe néanmoins des individus qui échappent à ce modèle de distribution.

3.3.2 - Analyse en composantes principales

Les données originales sont constituées de séries chronologiques de 50 à 70 prélèvements obtenus sur une radiale parcourue en aller et retour à cinq périodes de l'année, soit dix séries. Après transformation logarithmique des données originales, un lissage (méthode des points hauts et bas, IBANEZ, 1983, 1984) est utilisé pour réduire le bruit sur chaque série chronologique. Chacune de ces séries est ensuite soumise à une analyse en composante principale (ACP) pour réduire le nombre de variables indépendantes. Dans l'espace réduit des deux premières composantes de chacune de ces ACP, des groupes de taxons sont définis. Pour chacun de ces groupes, une nouvelle variable composite appelée variable-type est formée à partir des abondances cumulées des taxons qui contribuent à la définition du groupe.

Une ACP globale est ensuite réalisée sur l'ensemble des variables types ainsi définies (cf. détail de la technique, annexe publication n° 7). Les 98 descripteurs biologiques (taxon, date et parcours aller ou retour) sont ainsi réduits à 39 variables types. La variance totale extraite par les deux premières composantes dépasse 90 %. Les corrélations entre variables types et les deux premières composantes (axe 1 : 78,7 %, axe 2 : 11,5 % de la variance totale) sont résumées figure 5 : neuf groupes distincts sont définis. La répartition des descripteurs biologiques en

variables-types et leur partition dans les neuf groupes résultant de l'ACP globale sont résumées dans le tableau 1. Une nouvelle variable type, abondances lissées cumulées pour l'ensemble des taxons composant un groupe, peut être associée à chacun de ces neuf groupes. Sa variation le long de la radiale résume la distribution moyenne d'abondance des taxons inclus dans le groupe correspondant (figure 6).

Les variations de type de distribution entre les groupes sont la caractéristique principale déduite de cette analyse et les groupes définis sont numérotés de 1 à 9 suivant l'extension vers le large de leurs maximums d'abondance. Le premier axe sépare les groupes de taxons qui ont des pics d'abondances aux extrémités (côtière ou vers le large) de la radiale, comme le groupe 63 par exemple, de ceux qui ont des abondances maximales dans le milieu de cette radiale (G6). Le second axe divise les groupes de taxons suivant leur localisation côtière (G1, G2 et G5) ou hauturière (G7, G8, G9). Le groupe 4 se trouve à l'origine des axes. Ce descripteur présente trois pics d'abondance situés respectivement au début, au milieu et à la fin de la radiale.

Ainsi, cette analyse groupe d'abord les taxons suivant leurs caractéristiques de répartition horizontale.

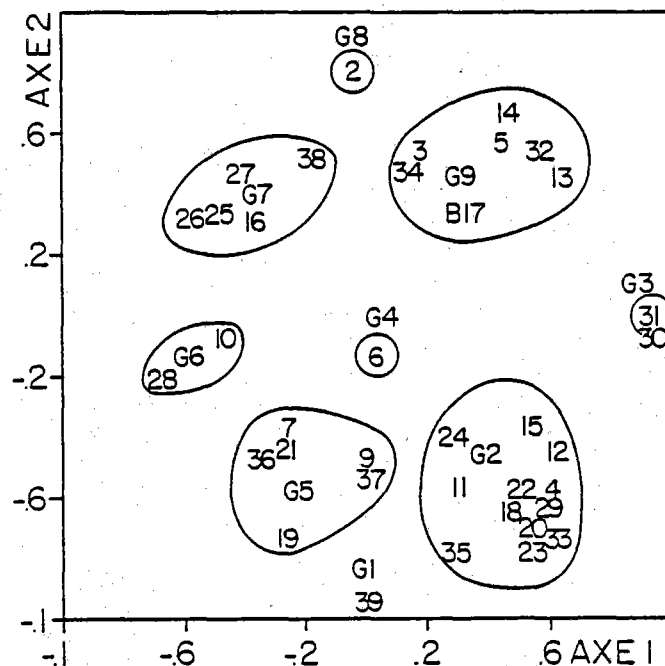


Figure 5 - Résultats de l'analyse en composante principale générale : projection des 39 variables types dans le plan des deux premiers axes. La signification des codes 1 à 39 est détaillée dans le tableau 1. Les groupes de variables types définis, entourés en trait plein, sont numérotés de G1 à G9 (BOUCHER et al., Annexe 8).

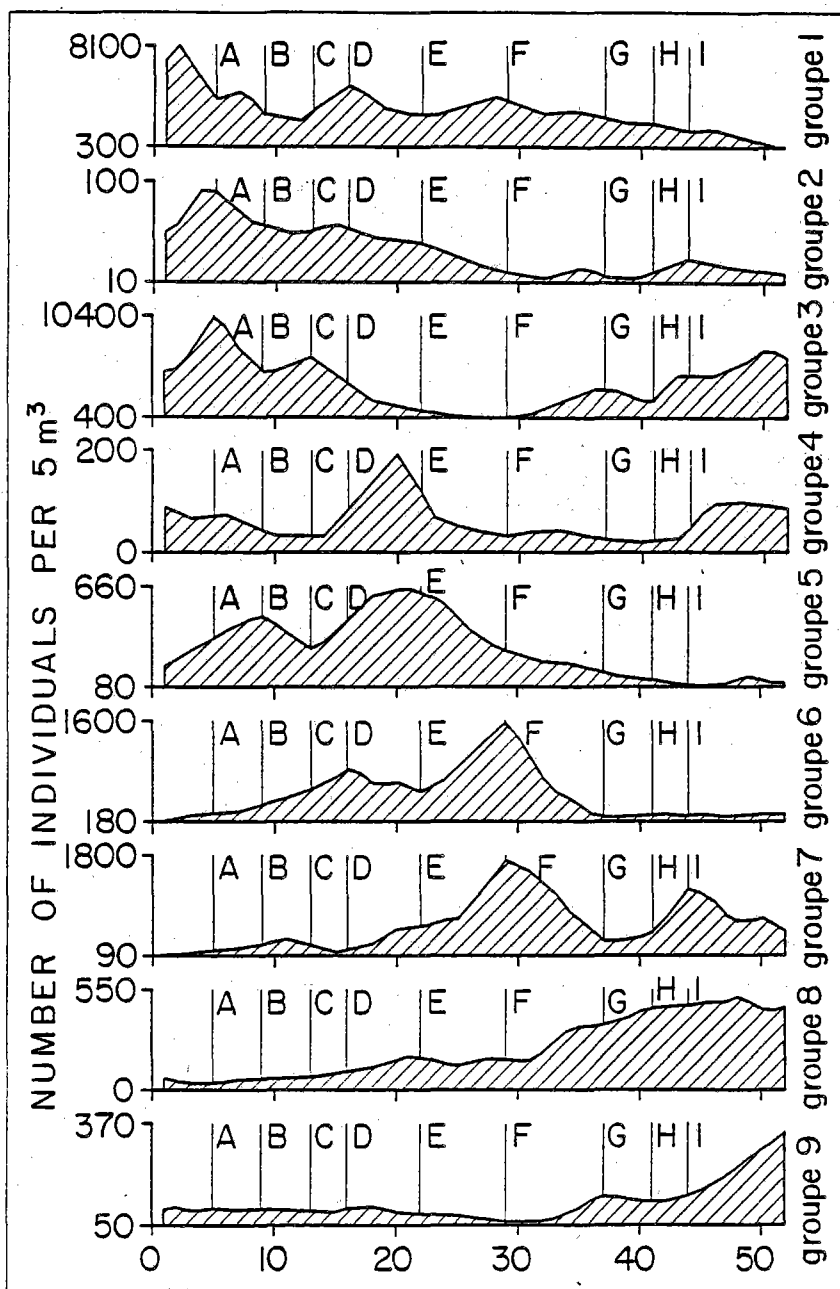


Figure 5 - Distribution le long de la radiale des abondances cumulées (après lissage) des taxons constituant chacun des 9 groupes définis par l'A.C.P. générale. Ils sont classés de 1 à 9 suivant le type de répartition (éloignement de la côte du maximum). Les lettres de A à I correspondent aux points d'inflexions de la courbe tracée à partir de la projection des observations (cf. figure 7) (BOUCHER et al., Annexe 8).

Tableau 1 - Liste des taxons composant les neuf groupes définis par l'analyse en composante principale générale. Les descripteurs sont des variables types définies par des ACP particulières pour chacun des enregistrements. La date, le type d'enregistrement, côte - large (S) ou retour (R) et le numéro d'identification sont dans la colonne de droite (BOUCHER et al., Annexe 3).

PCA groups	Pattern variables	Month	Record	Code
Group 1	{ <i>Acartia</i> , <i>Euterpina</i> , <i>Oithona</i> <i>Corycaeus</i> , Cladocerans, Echinoderms, <i>Clauso. C.</i>	April	R	39
Group 2	<i>Clauso. B.</i> , <i>Clauso. c.</i>	November	S	11
	Cladocerans	June	S	4
	{ <i>Temora</i> , <i>Candacia</i> , <i>Corycaeus</i> Cladocerans, <i>Centropages</i> , Chetognaths }	November	S	12
	{ <i>Temora</i> , <i>Candacia</i> , <i>Corycaeus</i> , Cladocerans, <i>Euterpina</i> , Chetognaths }	November	R	15
	<i>Centropages</i>	January	S	18
	{ <i>Acartia</i> , <i>Temora</i> , <i>Candacia</i> , <i>Corycaeus</i>	January	S	20
	{ <i>Corycaeus</i> , <i>Oithona</i> , <i>Clauso. B.</i> , <i>Calanus</i>	January	R	22
	{ <i>Acartia</i> , Echinoderms, <i>Centropages</i> <i>Clauso. A.</i> , <i>Clauso. C.</i> ,	January	R	23
	<i>Acartia</i>	March	S	24
	Cladocerans, Echinoderms	March	S	29
	{ <i>Acartia</i> , <i>Centropages</i> , Cladocerans Echinoderms }	March	R	33
<i>Euterpina</i> , <i>Corycaeus</i>	April	S	35	
Group 3	<i>Clauso. C.</i>	March	R	30
	<i>Clauso. B.</i> , <i>Oithona</i>	March	R	31
Group 4	<i>Centropages</i>	June	R	6
Group 5	<i>Oithona</i> , <i>Acartia</i>	June	S	1
	<i>Acartia</i> , Cladocerans	June	R	7
	<i>Oithona</i> , <i>Clauso. A.</i>	November	S	9
	<i>Oithona</i> , <i>Clauso. A.</i> , <i>Clauso. B.</i>	January	S	19
	<i>Temora</i> , <i>Candacia</i>	January	R	21
	<i>Acartia</i> , <i>Oithona</i> , Echinoderms	April	S	36
	{ <i>Centropages</i> , Cladocerans, <i>Clauso. A.</i> , <i>Clauso. B.</i> , <i>Clauso. C.</i>	April	S	37
	Group 6	<i>Acartia</i>	November	S
<i>Oithona</i> , <i>Centropages</i>		March	S	28
Group 7	<i>Calanus</i>	January	S	16
	<i>Clauso. A.</i>	March	S	25
	<i>Clauso. B.</i>	March	S	26
	<i>Clauso. C.</i> , <i>Calanus</i>	March	S	27
	<i>Calanus</i> , <i>Centropages</i> , <i>Clauso. A.</i> , B.	April	R	38
	Group 8	<i>Clauso. A.</i> , <i>Clauso. B.</i> , <i>Clauso. C.</i>	June	S
Group 9		<i>Centropages</i>	June	S
	<i>Oithona</i>	June	R	5
	<i>Clauso. A.</i> , <i>Clauso. B.</i> , <i>Clauso. C.</i>	June	R	8
	<i>Oithona</i> , <i>Acartia</i> , <i>Centropages</i>	November	R	13
	<i>Crauso. A.</i> , <i>Clauso. B.</i> , <i>Clauso. C.</i>	November	R	14
	<i>Clauso. C.</i>	January	S	17
	<i>Calanus</i> , <i>Clauso. A.</i>	March	R	32
	<i>Calanus</i>	April	S	34

- Relations avec les structures physiques

Dans le plan défini par les deux premières composantes de l'ACP globale, la projection des observations conserve la succession spatiale et correspond grossièrement à une courbe en Z caractérisée par quatre inflexions (figure 7). Ces points d'inflexions, définis à partir de la structure biologique, coïncident avec la position des limites des compartiments hydrodynamiques (identifiés indépendamment par la moyenne arithmétique annuelle des numéros d'ordre d'observation le long du trajet). Les positions moyennes des discontinuités physiques sont en coïncidence avec les points d'inflexions de la structure biologique (figure 7). Chacun des compartiments dynamiques tels que définis (cf. chapitre 4.1.3) correspond à une cellule de convection et contient un des points d'inflexions de la structure biologique. Compte tenu de la signification de cette structure biologique, abondances minimales ou maximales d'un groupe de taxons, les variations des groupes faunistiques définis le long du transect coïncident avec les limites des cellules de convection.

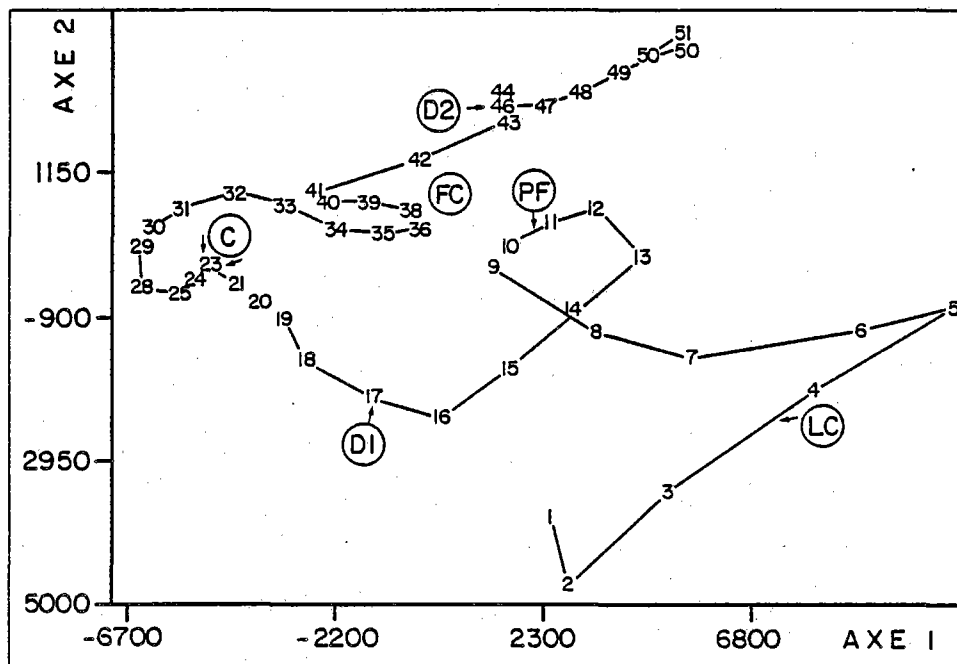


Figure 7 - Projection des 52 observations dans le plan des deux premiers axes définie par l'A.C.P. générale des abondances des taxons observées pour les cinq enregistrements analysés. La position moyenne des points remarquables de la structure hydrologique est définie indépendamment des données biologiques (BOUCHER et al., Annexe 8).

- Importance relative des sources temporelles et spatiales de variations

L' ACP globale classe les taxons suivant leurs répartitions horizontales d'abondance le long de la radiale. Ces types de distribution coïncident avec les structures hydrodynamiques. Dans cette analyse, les variations saisonnières apparaissent comme un échange des taxons entre les groupes de types de distributions auxquels ils appartiennent. Une analyse de variance est utilisée pour tester la significativité des variations de distribution spatiale en fonction du temps.

	Jun.		Nov.		Jan.		Mar.		Apr.		Σ/n
	S	R	S	R	S	R	S	R	S	R	
<i>Euterpina</i>	0	0	0	2	0	0	0	0	2	1	1.7
<i>Corycaeus</i>	0	0	2	2	2	2	0	0	2	1	1.8
<i>Chaetognatha</i>	0	0	2	2	0	0	0	0	0	0	2.0
L.Echinoder.	0	0	0	0	0	2	2	2	5	1	2.4
<i>Cladocera</i>	2	5	2	2	0	0	2	2	5	1	2.6
<i>Temora</i>	0	0	2	2	2	5	0	0	0	0	2.7
<i>Candacia</i>	0	0	2	2	2	5	0	0	0	0	2.7
<i>Acartia</i>	5	5	6	9	2	2	2	2	5	1	3.9
<i>Centropages</i>	9	4	2	9	2	2	6	2	5	7	4.8
<i>Oithona</i>	5	9	5	9	5	2	6	3	5	1	5.0
<i>Clausoc.C</i>	8	9	2	9	9	2	7	3	5	1	5.5
<i>Clausoc.B</i>	8	9	2	9	5	2	7	3	5	7	5.7
<i>Clausoc.A</i>	8	9	5	9	5	2	7	9	5	7	6.8
<i>Calanus</i>	0	0	0	0	7	2	7	9	9	7	6.8
Σ/n	6.4	7.1	3.0	5.8	4.3	2.3	5.1	3.9	4.8	3.2	

Tableau 2 - Numéro du groupe dans lequel figure chacun des 14 taxons analysés suivant la saison (mois) et l'enregistrement S ou R, tableau 1. La moyenne arithmétique des lignes et des colonnes est donnée respectivement dans la dernière colonne et ligne. Les zéros ne sont pas pris en compte. Les taxons sont classés suivant leur distribution caractéristique de la côte vers le large (augmentation des moyennes par ligne) (BOUCHER et al., Annexe 3).

Les données soumises à l'analyse de variance sont les numéros du groupe défini par l'ACP globale dans lequel est placé chaque taxon pour chaque mois d'observation. Le numéro de ce groupe augmente avec la distance à la côte du maximum d'abondance des taxons qui le compose et correspond ainsi à un codage de la distance à la côte de son pic de répartition. La répartition des taxons dans les neuf groupes définis par l'ACP globale et les variations suivant le mois d'observation sont résumées dans le tableau 2. La moyenne arithmétique de chaque ligne correspond à un indice de la localisation du pic d'abondance le long de la radiale au cours de l'année. Les taxons sont rangés dans l'ordre d'éloignement croissant de la côte.

La distribution spatiale des taxons le long de la radiale varie significativement entre les taxons et entre les saisons tandis que les variations de distribution d'un taxon entre les observations aller et retour d'une même radiale ne sont pas significatives devant les variations saisonnières (tableau 3).

Source of variation	Degrees of freedom	F-Test	Probability level
total	129		
Taxa	12	17.97	**
Seaward - Return	1	0.28	
Seasons	4	3.39	*
Taxa x Seasons	48	5.07	**
Taxa x S - R	12	3.59	**
Seasons x S - R	4	8.66	**
Residual	48		

** : variations are significantly different at the 1% level.

* : variations are significantly different at the 5% level.

Tableau 3 - Analyse de variance pour trois sources de variations : taxon, date et type d'enregistrement. Le nombre de degrés de liberté, le résultat du test F et du seuil de significativité sont résumés (BOUCHER et al., annexe 8).

3.3.3 - Analyse en composante principale des correspondances

Une analyse des correspondances permet le traitement simultané des deux types d'informations qui viennent d'être définis : coïncidences entre la répartition spatiale de groupes de populations planctoniques et la structure physique, variations saisonnières de ces coïncidences.

La radiale est divisée en six compartiments hydrodynamiques. La zone périphérique est retenue au lieu de la zone côtière (de la côte à LC) à cause des manques de connaissance sur la convergence C' et de la similitude des observations dans cette région. La zone marginale (C-D2) est divisée en deux zones suivant leur proximité avec la convergence (C-FC) et la divergence profonde (FC-D2). Les abondances brutes des taxons sont divisées en séries correspondant à chacune de ces zones hydrodynamiques pour chaque série de prélèvement. Les données d'abondance des enregistrements aller et retour sont moyennées, conformément aux résultats de l'analyse de variance indiquant l'absence de variations quotidiennes devant les variations saisonnières. Ainsi, dans chaque compartiment hydrodynamique, l'abondance moyenne de chaque taxon correspond à la somme des abondances observées à l'aller et au retour pour chaque mois d'enregistrement, divisé par le nombre d'observations.

L'ordination des 50 variables biologiques (14 taxons et 5 périodes d'observations moins les valeurs nulles) est schématisée par les figures 8 et 9). Les trois premières composantes extraient plus de 92 % de la variance totale (axe 1 : 66,7 %, axe 2 : 18 %, axe 3 : 7,9 % de la variance totale). La deuxième composante sépare les observations des zones côtière et périphérique (EC-PF) de la zone marginale (C-FC, FC-D2). La première composante sépare la zone FC-D2 de la partie côtière de la zone frontale par rapport à la première convergence (PF-D1 et D1-C). La troisième composante sépare les zones limitées par la divergence profonde, zone marginale (FC-D2) et zone centrale (D2-EL). La première divergence D1 apparaît comme une limite plus faible que la convergence C et la limite PF des zones périphériques et frontales.

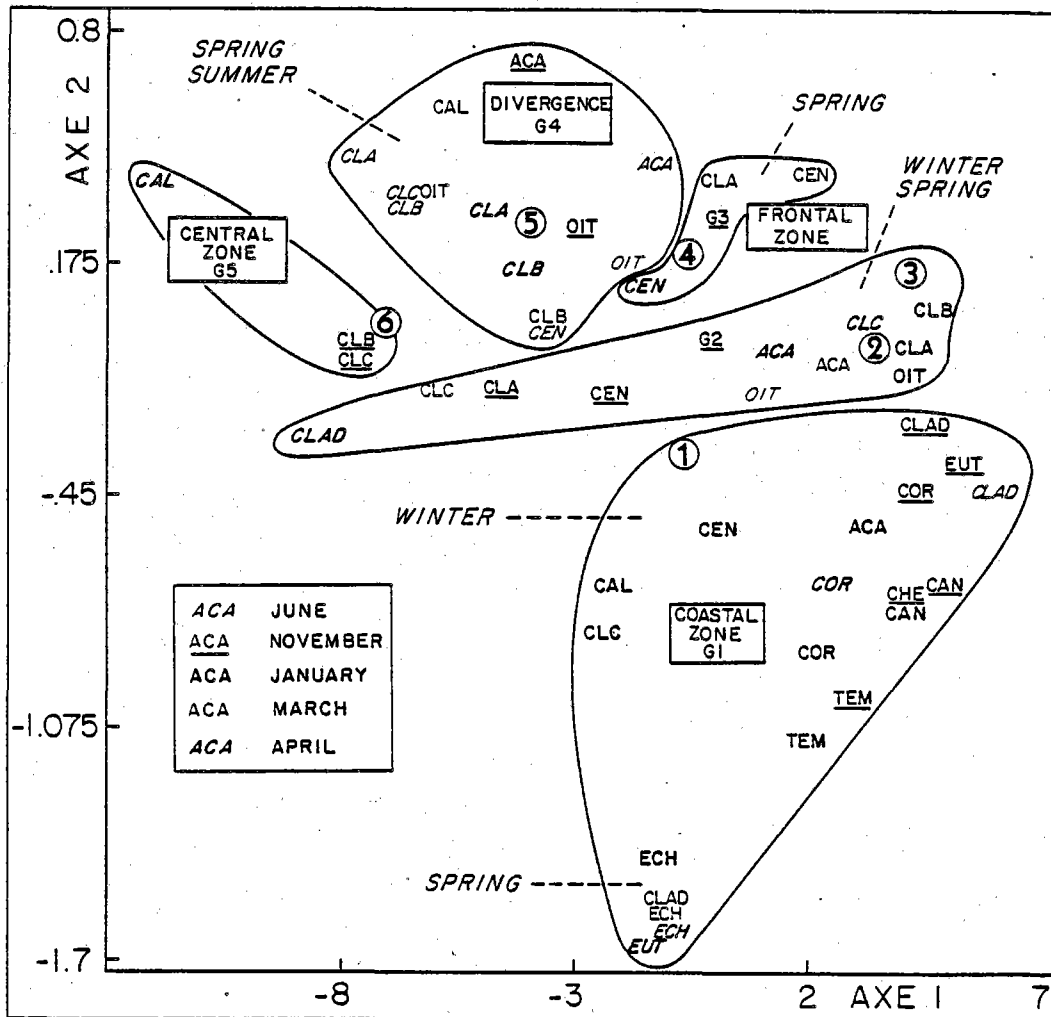


Figure 8 - Résultats de l'analyse des correspondances : projection des 50 descripteurs biologiques et des six compartiments hydrologiques (numérotés de 1 à 6 de la côte vers le large) dans le plan des deux premiers axes. Le nom du compartiment hydrologique est superposé dans un rectangle au groupe correspondant de descripteurs. CAL : *Calanus helgolandicus* ; CLA, CLB, CLC : *Clausocalanus* A, B ou C ; TEM : *Temora stylifera* ; CEN : *Centropages typicus* ; CAN : *Candacia* ; ACA : *Acartia clausi* ; EUT : *Euterpina acutifrons* ; OIT : *Oithona* spp. ; COR : *Corycaeus* spp. ; CLAD : *Cladoceres* ; ECH : larves d'échinodermes.

Les dates sont symbolisées par le type d'écriture utilisé pour le code des descripteurs biologiques comme illustré en cartouche pour *A. clausi* (ACA) (BOUCHER et al., Annexe 8).

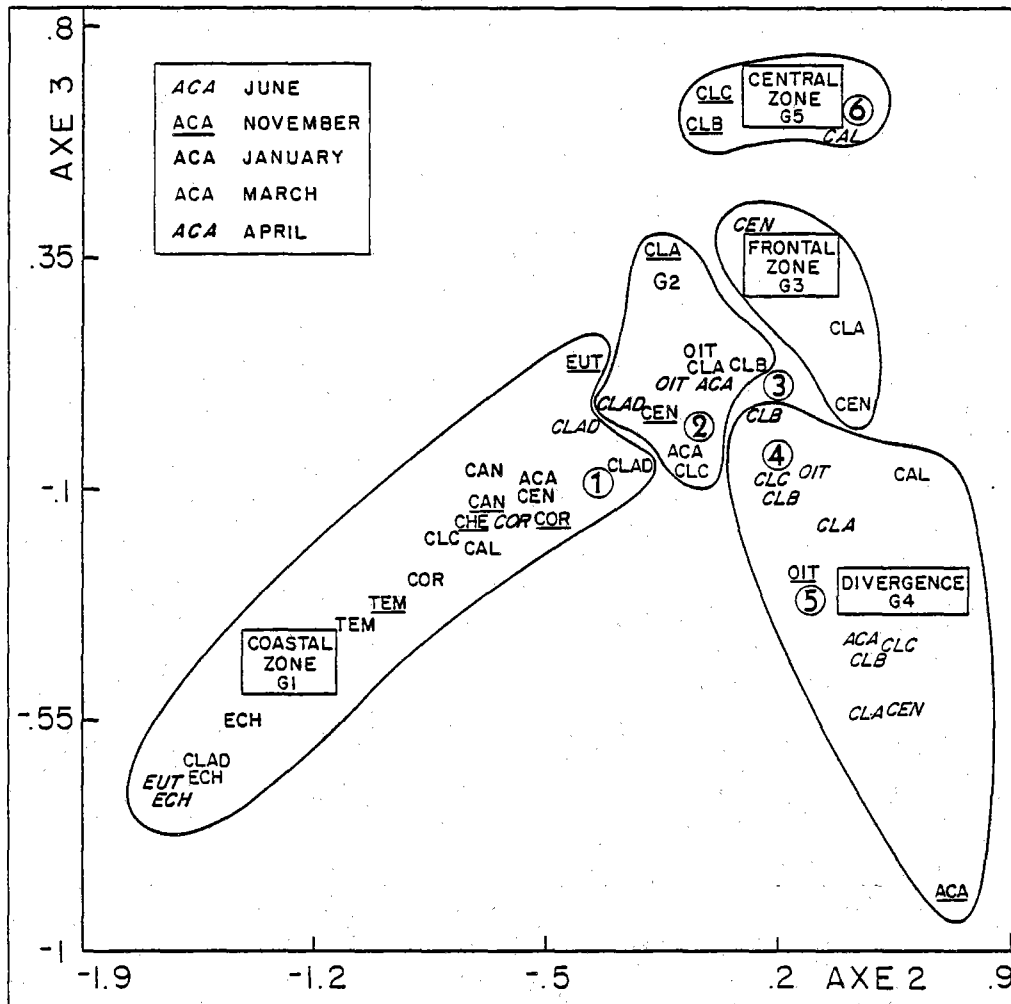


Figure 9 - Même représentation que la figure 8 pour la projection des descripteurs biologiques dans le plan des axes 2 et 3 (BOUCHER et al., Annexe 8).

Les populations zooplanctoniques sont divisées en cinq groupes distincts :

- . les populations côtières observées dans la zone périphérique,
- . les populations frontales distribuées autour de la divergence D1 entre PF et C,
- . les populations de la partie marginale de cette zone frontale (C-FC),
- . les populations marginales distribuées aux environs de la divergence profonde D2,
- . les populations centrales au-delà de cette divergence D2.

Ces cinq groupes sont numérotés de 1 à 5. Le groupe G1 rassemble tous les taxons strictement côtiers (larves d'échinodermes, chétognathes, cladocères, Temora stylifera, Candacia sp., Euterpina acutifrons et Corycaeus spp.). En hiver, quelques taxons à distribution printanière ou automnale plus hauturière sont inclus dans ce groupe : Calanus helgolandicus, Clausocalanus, Centropages typicus et Acartia clausi. Les points du groupe G1 forment un nuage étiré dans le premier plan dual : les espèces dont l'abondance est maximale au printemps se trouvent aux extrémités des axes. Les taxons rares ou hivernaux sont plus proches de l'origine des axes.

Le groupe G2, correspondant à la zone frontale PF-FC, est plus homogène. Les taxons qui le composent Acartia clausi, Oithona spp. et Clausocalanus C., sont plus ou moins proches des zones périphérique et centrale suivant la saison.

Le groupe G3 est situé entre la convergence et la limite des zones frontale et centrale (C-FC). Il est composé par l'association au printemps de Centropages typicus et Clausocalanus A.

Le groupe G4 correspond à la zone de la divergence profonde FC-D2 et réunit la plupart des taxons énumérés jusqu'à présent mais uniquement au printemps et en été. Seuls A. clausi et Oithona spp. sont observés en automne dans cette zone.

Le dernier groupe G5 est distribué au large de la divergence D2. Il est constitué de Clausocalanus B. et C. en hiver et C. helgolandicus au printemps. La divergence profonde apparaît comme une limite infranchissable pour les taxons tels que A. clausi, C. typicus et Oithona spp.

Cette analyse permet la définition d'une répartition spatiale de tous les taxons analysés et de leurs déplacements au cours de l'année. A l'exception des espèces strictement côtières, toutes présentent une variation au cours de l'année de la position relative de leur maximum d'abondance dans les compartiments hydrodynamiques.

En résumé, on distingue, pour la distribution des taxons, trois zones physiques principales :

- . la zone périphérique, limitée par la zone frontale,
- . la zone frontale, y compris la zone marginale limitée par la divergence profonde,
- . vers le large, au-delà de la divergence profonde, une zone centrale.

On distinguera deux ensembles de populations zooplanctoniques suivant qu'elles sont toujours distribués dans le même compartiment physique (populations côtières) ou que cette distribution varie d'une zone à l'autre au cours de l'année.

Pour le premier groupe (populations côtières), la zone périphérique est un biotope exclusif : la première divergence est une frontière infranchissable pour les populations de Euterpina acutifrons, Corycaeus spp., T. stylifera, Candacia spp., cladocères, chétognathes et les larves d'échinodermes.

Pour le second groupe de populations, la zone frontale apparaît comme le biotope occupé au printemps, saison de leur abondance maximale. A cette période, le groupe peut être divisé en deux ensembles : l'un est limité à la partie côtière de la zone frontale (près de la divergence D1), et constitué de Clausocalanus C., Acartia clausi, C. typicus, l'autre est distribué principalement dans la partie marginale de la zone frontale et constitué de Clausocalanus A. et B., Calanus helgolandicus, Oithona spp.

Aux autres saisons, ces populations sont observées sur la partie de la radiale qui correspond à la partie de la zone frontale qu'elles habitent au printemps : par exemple, la zone périphérique pour A. clausi et C. typicus, la divergence D2 et la zone centrale pour C. helgolandicus, Clausocalanus A. et B., Oithona spp. Seul Clausocalanus C. est observé dans toutes les zones physiques au cours de l'année, mais ce taxon est composé de formes de petites tailles et inclut les stades copépodites des clausocalanidés de plus grandes tailles.

3.4 - Caractéristiques et variabilité des distributions à petite échelle spatio-temporelle : le kilomètre et la journée

Les capacités techniques de prélèvement ainsi que les contraintes de l'échantillonnage ne permettent pas d'associer les trois dimensions de l'espace dans une même série d'observations. En effet, les phénomènes ne se manifestent pas à la même échelle spatiale dans le plan horizontal (dimension des agrégats supérieurs à la centaine de mètres) et dans le plan vertical (la centaine de mètres est l'extension maximum). Ainsi, d'une part les intervalles de temps entre observations augmentent avec les distances à parcourir, et d'autre part une discontinuité est introduite entre deux observations successives suivant la verticale ou l'horizontale.

3.4.1 - Distribution et variabilité dans le plan horizontal

Trois directions de variations (deux de l'espace et le temps) sont concernées, conduisant à développer un outil mathématique d'interprétation. En effet, l'analyse en composante principale se prête mal à une analyse des relations entre paramètres mesurés simultanément à petite échelle : les observations successives sont dépendantes les unes des autres, l'abondance d'un taxon n'est pas strictement corrélée à un paramètre physique et l'analyse d'inertie donne le même poids à des informations appartenant à des échelles différentes donnant un aspect global et statique de la réalité. L'analyse spectrale, par contre, permet de dissocier les différentes échelles de manifestation des processus biologiques et physiques. Cependant, cette technique implique une condition de stationnarité difficilement acceptable pour l'étude d'une zone frontale caractérisée par sa très forte hétérogénéité. Une méthode mathématique particulière a été développée (coopération avec F. IBANEZ, annexe n° 8). Le principe est d'utiliser la métrique de distance de corde (ORLOCI, 1978) pour quantifier la dissemblance entre des observations en tenant compte non de l'abondance absolue des espèces (ou des taxons, ou des descripteurs), mais de leurs proportions relatives. La distance de corde moyenne entre des observations séparées par des intervalles de temps ou d'espace de plus en plus grand définira une fonction qui traduit l'évolution de la composition d'un peuplement suivant ces différences d'échelles spatio-temporelles (MACKAS et SEFTON, 1982 ; MACKAS, 1984). Cette fonction de structure est appelée

distogramme lorsqu'elle est calculée à partir de la composition (taxons, stades de développement) des prélèvements, variogramme lorsque les variations abondances d'une seule catégorie sont analysées. L'analyse des distogrammes ou des variogrammes conduit à mettre en évidence des structures spatiales ou temporelles qui sont interprétées en fonction de coïncidences avec les variations géographiques ou temporelles de structure du milieu.

Une deuxième approche originale consiste à définir des fonctions de structure de populations en fonction de l'échelle de variation d'un paramètre physique sans prendre en compte le cadre spatio-temporel. Le choix du paramètre de référence peut être orienté par la première approche de définition des échelles spatiales et temporelles de variations des structures de peuplement, ou bien par une hypothèse a priori sur le déterminisme de ces variations. Dans le cas de cette étude du front liguro-provençal, ces deux approches ont été conduites successivement (cf. annexe n° 8) et seule la deuxième plus synthétique est détaillée ici.

- Distribution des populations par rapport aux structures hydrologiques et variabilité temporelle

La salinité est utilisée comme traceur des différences de structure hydrologique du milieu. Au lieu d'intervalles en heure ou en kilomètre, on considère huit classes distinctes de salinité que l'on peut relier à la classification en compartiments hydrodynamiques de la région frontale. L'interprétation des discontinuités du distogramme (ou du variogramme) de chaque descripteur biologique (figure 10) est facilitée par la comparaison des classes de salinité (38, 20 à 38, 30 dans le front) et de l'abondance moyenne dans chaque intervalle.

Toutes les populations analysées (exceptée A. clausi) présentent une abondance croissante dans la zone frontale. Cette variation de biomasse est similaire pour les deux parcours aller et retour de l'étude. Les distogrammes de Centropages typicus (figure 10 d), Calanus helgolandicus (figure 10 e) et Euchirella rostrata (figure 10 f) présentent des maximums en zone frontale corrélatifs à des maximums d'abondance. Dans le cas de C. typicus, ces caractéristiques sont valables pour les deux trajets : ce sont les

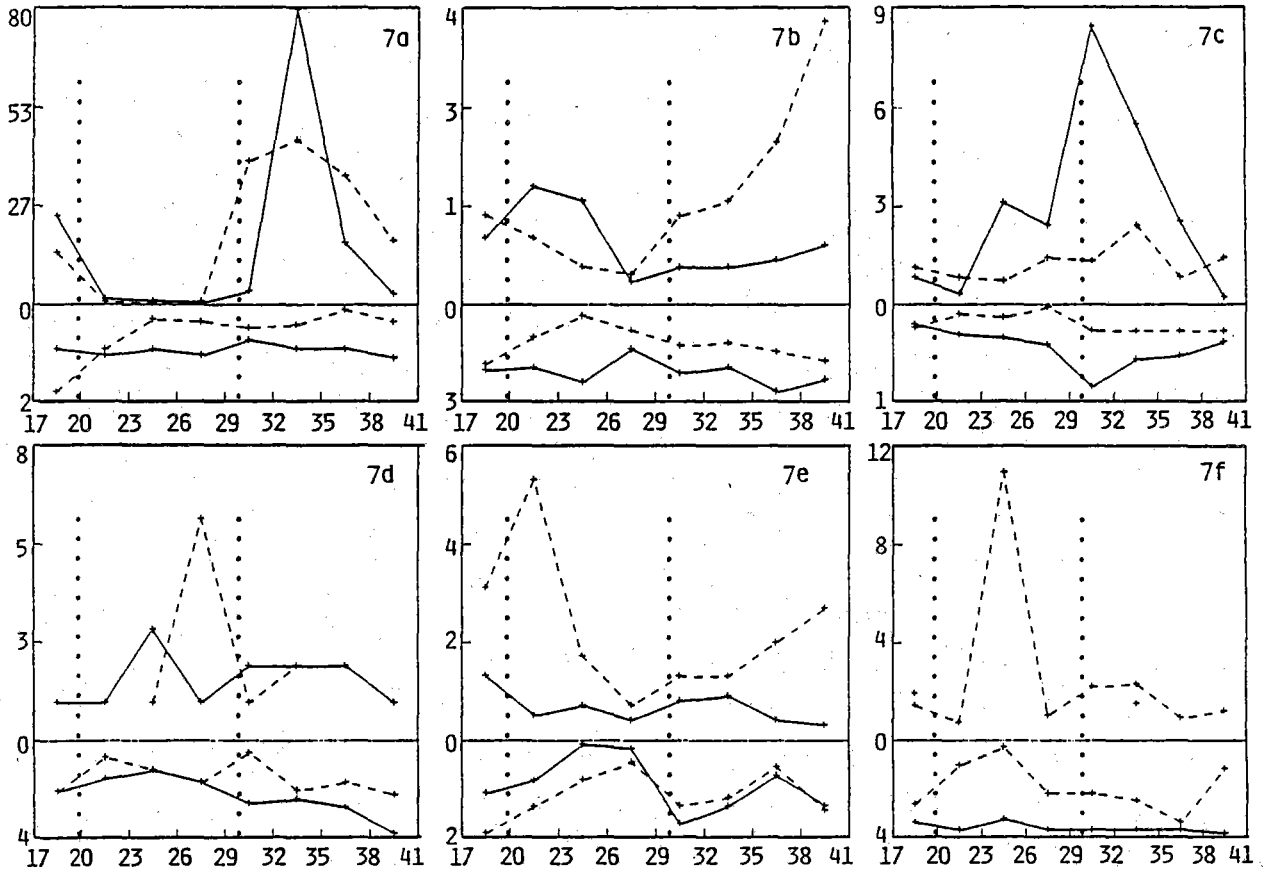


Figure 10 - Variogramme d'Acartia clausi (a), et distogrammes de Clausocalanus spp. (b), des larves d'Euphausiacés (c), de Centropages typicus (d), de Calanus helgolandicus (e) et d'Euchirella rostrata (f) en fonction de huit classes de salinité représentées dans la partie supérieure de chaque diagramme. La partie inférieure correspond à la moyenne des logarithmes des abondances de chaque espèce pour chaque tranche de salinité. Enregistrement côte - large en tiretés et retour en trait plein. Les limites de salinité en zone frontale (38,20 à 38) sont schématisées par des pointillés verticaux. L'abscisse correspond aux deux premières décimales de la salinité ; les ordonnées sont en logarithmes d'abondance au carré multiplié par 10 pour la partie supérieure, seule la valeur minimale est figurée pour la partie inférieure (Annexe 9).

stades juvéniles qui dominent dans les essais par rapport aux stades adultes en zone frontale tandis qu'en dehors de cette zone ce sont les adultes. Il en est de même pour C. helgolandicus au parcours aller : le maximum d'hétérogénéité en zone frontale correspond à des essais à forte proportion de copépodites 4. Ce stade est plus rare dans les essais situés en zone marginale. Au parcours retour, les copépodites 4 sont peu représentés dans les essais (< 1 %) et, dans ce cas, seule l'augmentation de biomasse permet de déceler une localisation préférentielle en zone frontale. Cette différence entre les deux parcours est observée également pour E. rostrata dont les effectifs, bien que faibles à l'aller, présentent un maximum d'hétérogénéité de composition en stades et d'abondance en zone frontale tandis qu'ils ont pratiquement disparus au retour (figure 10 f).

Acartia clausi présente un maximum d'hétérogénéité dans la zone marginale et un minimum correspondant à la zone frontale. Les variogrammes de l'aller et du retour sont similaires (figure 10 a). Dans le cas de cette espèce, la fonction de structure traduit uniquement la variabilité d'abondance selon différentes classes de salinité. Les caractéristiques observées dépendent de la distribution spatiale de l'espèce : elle est présente sur toute la zone avec des essais dont la densité est plus variable en dehors de la zone frontale.

Pour Clausocalanus spp., le maximum d'hétérogénéité est situé en zone marginale à l'aller et en zone frontale au retour. Cette inversion s'explique, à partir des données brutes également, par un changement des catégories composant le taxon entre les deux parcours : au retour, les essais de Clausocalanus B. et C. ont disparu alors qu'ils étaient bien représentés à l'aller en zone frontale.

La variabilité des populations dans le temps a été analysée directement à partir des fonctions de structure temporelles. Cette analyse conduit également à souligner une certaine stabilité de la structure spatiale car les hétérogénéités observées dans le temps résultent plus du mode de succession des stations imposées par le parcours du navire que d'une évolution temporelle intrinsèque. A petite échelle, elle traduit la similitude entre les gradients de population et de salinité qui viennent d'être

décrits, tandis qu'à grande échelle ce sont des comportements spécifiques (variations de composition en stades de développement ou de biomasse) qui apparaissent.

- Résumé - Discussion

A l'aller, le front de salinité est situé presque exactement dans l'axe des radiales. Toutes les espèces sont influencées par cette structure physique. C. helgolandicus, E. rostrata et C. typicus présentent à la fois une concentration de biomasse et un changement de répartition entre les différents stades de développement au niveau de la bordure frontale. Les euphausiacés, A. clausi et Clausocalanus spp., se caractérisent aussi par des variations d'abondance mais, par contre, c'est dans la zone marginale que leur structure spatiale se modifie. Au retour, le front a migré vers l'Ouest et un gradient de salinité supplémentaire apparaît dans l'axe perpendiculaire aux radiales. C. typicus et C. helgolandicus montrent encore une augmentation de la biomasse en traversant la zone frontale, mais seul le premier taxon conserve une disparité de composition. La structure démographique des populations de C. helgolandicus a changé au retour où les copépodites 4 disparaissent. Il en est de même pour E. rostrata et Clausocalanus A. et B. dont les effectifs présents en zone frontale à l'aller sont très faibles au retour. Enfin, les euphausiacés et A. clausi ont les mêmes caractéristiques pour les deux parcours.

Pour l'ensemble des observations analysées, la distribution spatiale des populations présente une localisation préférentielle conservée par rapport à la structure hydrologique. Cependant, entre les deux parcours, la répartition géographique des gradients halins s'est modifiée localement, tandis que certaines populations présentent des changements démographiques correspondant à de nouveaux types de cohortes.

Dans l'absolu, cette variation peut relever de plusieurs processus :

- disparition d'une partie des individus qui n'ont pas pu survivre aux déplacements de la masse d'eau ou s'y adapter,
- évolution biologique, métamorphose synchrone des copépodites 4 de C. helgolandicus par exemple,

- dérive des essais et remplacement par des cohortes différentes appartenant à la même population,
- interactions à court terme avec la répartition verticale.

L'hypothèse d'une métamorphose synchrone n'est pas cohérente avec les observations antérieures du maintien global des différents types de cohortes de C. helgolandicus et E. rostrata décrites en mars-avril (chapitre 3.2). L'hypothèse d'une mortalité massive à court terme des copépodites 4 de C. helgolandicus ou de la population d'E. rostrata devrait se traduire par une tendance à la décroissance des populations sur une période de l'ordre du mois et, comme précédemment, apparaît peu probable.

De manière indirecte, les deux dernières hypothèses, dérive parallèle à la côte et variabilité due à la dynamique sur la verticale, apparaissent ainsi les plus satisfaisantes pour expliquer des variations de structure observées à 12 heures d'intervalle. Il faut souligner ici que l'une, l'autre ou une combinaison de ces processus peut intervenir en réponse aux variations hydrodynamiques. La structure hydrologique se modifie en continu. Les paramètres faunistiques sont au contraire discrets tant sur l'horizontale que la verticale. Les différences observées entre les deux parcours peuvent ainsi recouvrir une dérive horizontale des individus et le temps de réponse sur la verticale de leurs déplacements en réponse à l'hydrodynamique.

3.4.2 - Distribution et variabilité dans le plan vertical

La distribution verticale à échelle fine a été analysée au cours de la campagne PROLIG II. Une caméra-plancton Edgerton (ORTNER et al., 1984), montée en place du collecteur d'un filet adapté du type WP2, permet d'obtenir un silhouettage des individus repérés par rapport au moment (donc à la profondeur) de leur capture. La résolution spatiale des observations est limitée par la cadence maximum de prises de vue et par la possibilité de traction à bas régime des treuils disponibles. Elle est de l'ordre du mètre. Une série de profils verticaux (150 m - surface) a été réalisée à intervalles de 3 à 7 km le long de radiales coupant la zone frontale suivant une grille de 30 x 40 km. Un profil hydrobiologique est réalisé dans le même temps (intervalle maximum 10 minutes). Seul le cas de l'espèce

Calanus helgolandicus, dont la taille permet une identification sans ambiguïté sur les photos, est analysé ici. La cartographie du nombre (valeur relative) d'individus prélevés sur la verticale vérifie que la structure spatiale horizontale observée est similaire à celle décrite précédemment par des profils horizontaux (figure 11) : augmentation du nombre d'individus dans la zone frontale à partir des isohalines 38.30 - 38.40.

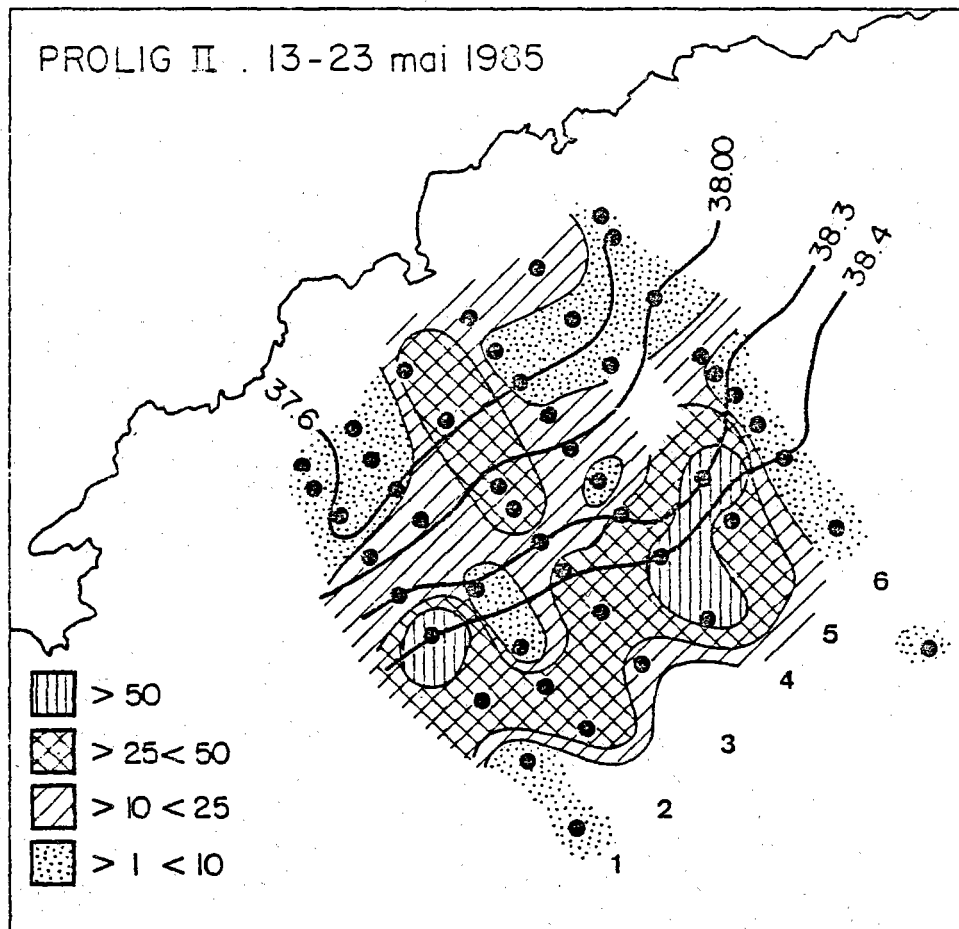


Figure 11 - Répartition horizontale des abondances de Calanus helgolandicus (nombre de silhouettes pour un trait 150 m - surface). Les isohalines 39,3 à 38,4, en trait épais, schématisent la position du front.

L'analyse comparée de la distribution verticale des individus et des paramètres hydrobiologiques révèle des différences de caractéristiques suivant la structure hydrologique du milieu (figures 12, 13 et 14). L'ascension des isopycnes dans la première partie (à partir de la côte) des radiales traduit la section de la zone frontale. Ces isopycnes ont une pente nulle dans la seconde partie des radiales correspondant à la zone marginale de la zone frontale. Des structures en dôme sont observées ; elles traduisent la dynamique locale (cf. 3.1.3 - Hydrologie et hydrodynamique).

En zone marginale, du côté central, les individus ont une distribution limitée aux 60 premiers mètres. Des maximums locaux sont observés dans la couche superficielle entre 3 et 10 m. Par contre, dans la zone de forte pente des isopycnes, la distribution verticale des individus présente une tendance à l'homogénéisation : forte diminution des maximums locaux, distribution jusqu'à 100-120 m de profondeur. Dans la partie frontale de la zone marginale, des concentrations plus fortes d'individus sont associées aux structures en dôme des isopycnes.

Ces caractéristiques générales, distributions plus superficielles en zone marginale, homogénéisation et extension de la distribution avec l'inclinaison des isopycnes, sont similaires pour toutes les radiales observées.

Dans le compartiment côtier des radiales, des tâches de concentration sont observées de manière plus sporadique, dans les couches superficielles ou profondes (cf. figure 14). Ces caractéristiques de distributions verticales et horizontales rejoignent celles observées dans le front côtier de Nouvelle-Ecosse (HERMAN *et al.*, 1981) : augmentation du nombre d'individus dans la zone de gradient, augmentation du niveau moyen d'immersion. La distribution des individus par rapport à la biomasse phytoplanctonique correspond également à ces caractéristiques (cf. figure 14). Les différences sont plus robustes que les ressemblances. La biomasse phytoplanctonique est distribuée de manière très discontinue avec un noyau de forte concentration voisinant l'immersion des isopycnes 28,80 à 28,90 suivant sa plongée vers la côte et de profondeur plus variable dans la bordure côtière

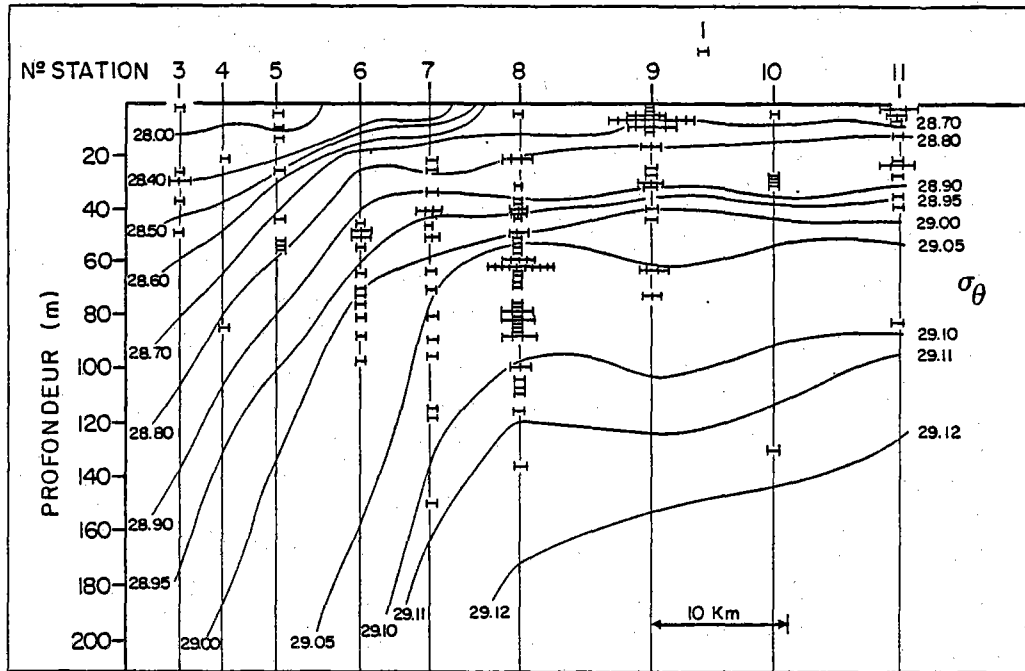


Figure 12 - Distribution verticale de *Calanus helgolandicus* (1 segment = 1 silhouette) superposée à la coupe du champ de densité de la côte (à gauche de la figure) vers le large, suivant la première radiale (cf. figure 11). La distribution verticale est plus homogène dans la zone de forte pente des isopycnes.

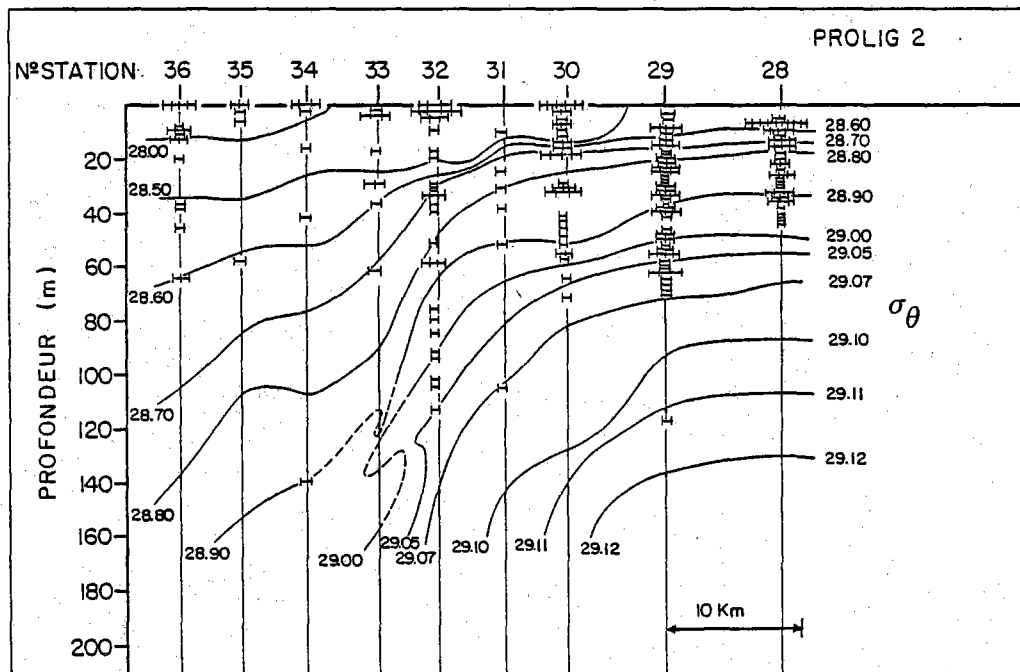


Figure 13 - Même représentation que la figure 12 pour la quatrième radiale.

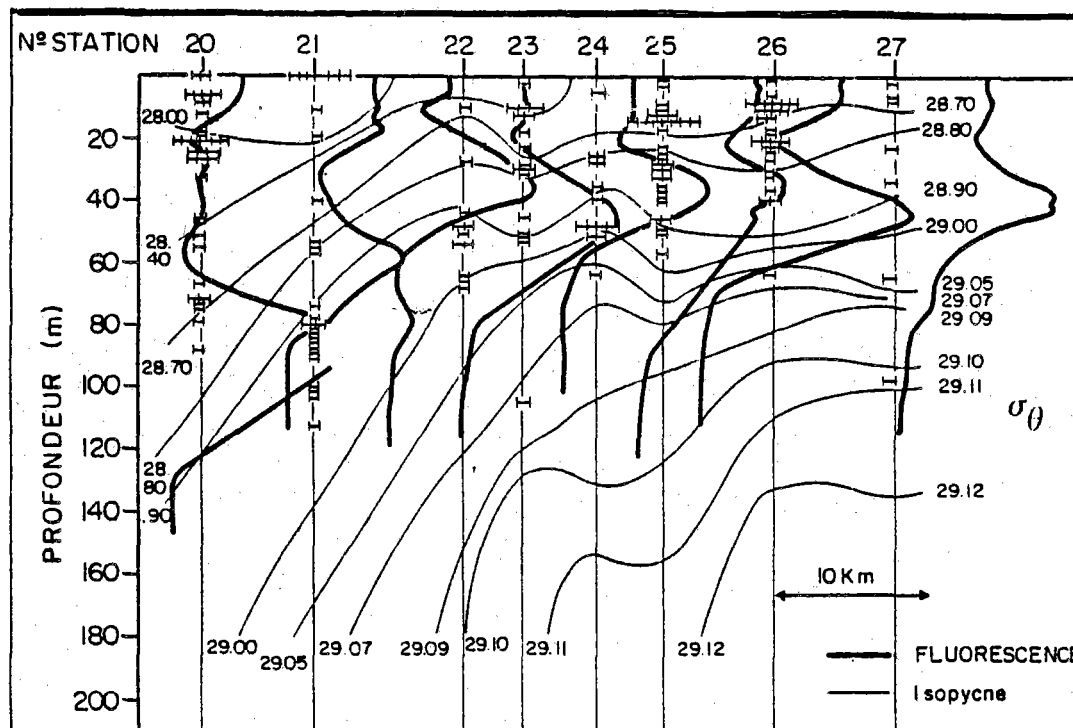


figure 14 - Même représentation que la figure 12 pour la troisième radiale.
La distribution verticale de la biomasse phytoplanctonique (fluorescence) est schématisée en trait épais.

de la zone frontale. Au contraire, en zone marginale, les individus de C. helgolandicus sont plus fréquemment associés aux niveaux de diminution de la concentration chlorophyllienne. HERMAN et al. définissent deux interprétations possibles de ces distributions relatives ; l'une fait appel à un évitement par les copépodes des fortes concentrations chlorophylliennes, "la purée". La seconde propose une attraction par les faibles concentrations à productivité plus forte. Poids du grazing sur les biomasses de phytoplancton et temps de résidence des individus devraient être pris en compte dans ce type d'interprétation et interdisent pour l'instant d'aller plus loin.

La question sous-jacente concerne l'influence de l'hydrodynamique sur les caractéristiques de distribution observée. Pour le front liguro-provençal, le schéma hydrodynamique déduit des structures hydrobiologiques associe deux cellules (divergence et convergence) tournant en sens inverse. Il est voisin d'une circulation type cellules de Langmuir conduisant à

comparer les structures spatiales observées avec les distributions définies par modélisation pour des particules inertes (STOMMEL, 1949) ou à des déplacements actifs par expérimentation (STAVN, 1971) dans ce type de cellules (cf. analyse in BOUGIS, 1974).

La distribution du phytoplancton correspond pour partie au schéma de STOMMEL. Elle présente des cas de repli de taches de faible concentration (cf. chapitre 3.1.3) de chlorophylle autour de noyaux à fortes concentrations. Par contre, l'homogénéisation de la distribution de C. helgolandicus dans la zone frontale ne correspond pas particulièrement à l'un ou l'autre de ces deux schémas. Si la distribution verticale des individus diffère dans la zone frontale où les flux divergent et convergent sont confrontés sur quelques dizaines de mètres d'épaisseur, des déplacements verticaux en réponse à l'entraînement par la circulation conduiraient également à une telle homogénéisation. Par contre, ces observations infirment l'hypothèse de déplacements orientés proposée pour les zones d'upwelling (chapitre 2 - Discussion) : ils induiraient une distribution hétérogène en taches à différents niveaux de profondeur qui n'est pas observée ici. Enfin, bien que les caractéristiques analysées ne fournissent pas d'arguments directs sur la nature des interactions entre comportement des individus et hydrodynamique, les indications indirectes ne doivent pas être négligées. D'une part, les copépodes qui ne peuvent pas être assimilés à des particules inertes présentent des différences notables de distribution verticale vis-à-vis du phytoplancton, d'autre part des différences de distribution apparaissent également entre les compartiments hydrologiques.

Ces "images" de la distribution verticale des individus sont encore trop peu nombreuses pour décrire les processus sans ambiguïtés. Il serait nécessaire de resserrer l'intervalle de temps et d'espace entre profils verticaux. Cependant, la première limitation réside actuellement dans l'utilisation d'isolignes physiques pour traduire la dynamique du milieu. Des mesures directes des courants, directions et vitesses, seraient plus fécondes.

3.5 - Résumé, discussion : Origine des distributions spatiales observées dans le front liguro-provençal

La distribution spatiale des populations, définie par rapport à la structure hydrologique, varie avec l'espèce et avec les saisons. Les caractéristiques de ces distributions persistent à l'échelle de la saison pour chaque population ou cohorte tandis qu'elles sont variable dans leurs manifestations locales à l'échelle de la journée. La position géographique du front, sa forme, l'intensité des gradients, varient en quelques heures. Les caractéristiques locales de la faune (abondances, stades de développement) varient également sans que cette variation corresponde à une dérive passive. La persistance de la distribution spatiale à moyenne échelle temporelle apparaît ainsi comme un processus dynamique résultant des réponses des individus aux fluctuations du milieu à petite échelle.

Le problème est d'identifier les processus qui autorisent la persistance de ces distributions spatiales à l'échelle saisonnière et les causes des variations observées à l'échelle annuelle. Pourquoi et comment certaines générations arrivent ou non dans la zone frontale, s'y maintiennent, puis en disparaissent ?

La structure physique de la région liguro-provençale est permanente. La circulation verticale perpendiculaire au front est conservée, bien que variable en intensité au cours de l'année. Elle est probablement plus faible en été et en automne, plus forte en hiver suivant que la stratification et les pentes associées des isopycnes sont respectivement fortes ou faibles. Les intensités sont intermédiaires au printemps. Si l'accumulation des populations dépendait uniquement de l'hydrodynamique (le courant de convergence par exemple), les maximums seraient toujours observés à l'intérieur de la zone frontale, particulièrement en hiver.

En fait, les maximums ne sont observés là que pour quelques espèces et plus fréquemment au printemps. De plus, une même espèce montre des variations de sa réponse aux structures hydrodynamiques suivant les saisons. Enfin, des espèces dont la morphologie et les capacités motrices sont voisines (Centropages typicus et Temora stylifera par exemple, ou Pleuromamma abdominalis et Calanus helgolandicus) ne répondent pas de la

même manière au même environnement hydrodynamique. Pour toutes ces raisons, l'hydrodynamique est insuffisante pour expliquer les distributions spatiales observées.

D'autres causes, d'origine biologique, comportements, exigence écologique, etc, doivent être prises en compte.

3.5.1 - Echelle journalière et saisonnière

A l'échelle du mois, le maintien de la localisation des cohortes est établie à partir de :

- l'accroissement du nombre d'individus dans la zone de gradient de densité et de la conservation en moyenne des effectifs,

- l'existence dans cette zone de cohortes différentes par leur composition en stades copépodites et la taille de ces stades alors qu'elles sont mélangées en dehors.

Le problème du maintien de cette distribution par rapport à la zone frontale concerne essentiellement la direction perpendiculaire à la côte. Parallèlement à la côte, le front s'étend sur l'ensemble du bassin liguro-provençal et du golfe de Gênes, du côté Corse comme du côté continental. Les populations de copépodes sont également présentes sur l'ensemble de cette région. Ainsi, si une dérive parallèle à la côte entraîne une variation des effectifs à l'échelle de la journée (cf. campagne TROPHOS I, chapitre 3.4), cette variation n'est pas décelable aux échelles de temps immédiatement supérieures.

Perpendiculairement au front, par contre, une dispersion des individus entraînerait à ces échelles du mois soit une décroissance des effectifs moyens de la population, soit une homogénéisation des cohortes rencontrées dans et en dehors du front. L'existence de comportements actifs de déplacements est donc nécessaire pour assurer le maintien de la distribution spatiale.

Dans l'état présent des techniques, en l'absence de mesures directes du mouvement des individus et du milieu, la nature de ces comportements ne peut être que déduite.

Une première manifestation, plus évidente, est l'existence de migrations nycthémerales chez certaines espèces (métridiidés, ptéropodes) qui ont une répartition géographique limitée à moyenne échelle à la zone centrale ou côtière. Cette caractéristique rejoint celle observée pour les zones d'upwelling.

Les espèces localisées en zone frontale ne présentent pas de telles migrations cycliques alors qu'elles en sont susceptibles dans d'autres régions géographiques. Pour Calanus helgolandicus, l'analyse des caractéristiques de la distribution verticale et la comparaison avec différents schémas d'interactions entre hydrodynamique et comportement ne s'opposent pas à l'hypothèse d'interaction entre des déplacements verticaux à petite échelle et des transports par les courants de convergence et de divergence. Ces interactions compenseraient les dérives perpendiculaires au front. Les observations font défaut pour les autres espèces localisées dans le front mais aucun élément d'observation sur l'horizontale ne contredit l'existence de tels comportements.

Enfin, les populations localisées en zone côtière et ne présentant pas de migrations nycthémerales ne sont que très rarement observées au-delà de la première divergence. Le front n'est pas une barrière physique infranchissable pour les autres espèces. Les principales causes pourraient être l'éloignement du front, de l'habitat de ces espèces, l'intensité du courant Ligure et peut être une plus grande sensibilité aux caractéristiques du milieu environnant.

3.5.2 - Echelle annuelle

- Calanus helgolandicus

Calanus helgolandicus n'apparaît sur la zone qu'au cours de l'hiver. Au printemps, des cohortes, où les copépodites 4 ou 5 dominent, sont localisées dans la zone frontale. Cette biomasse disparaît en fin de printemps. Au début de l'été, seuls quelques adultes sont encore présents,

répartis plus au large. Une telle présence de cette espèce dans les eaux superficielles côtières, restreinte à la période fin d'hiver - début d'été, est décrite pour différentes régions méditerranéennes (côtes de Castellon : VIVES (1963, 1966) ; Veliko jezero : VUCETIC (1966, 1967) ; golfe de Marseille : GAUDY (1972)). La population estivale migrerait vers des eaux plus profondes. En mer Adriatique, une population est observée entre 600 et 1 500 m de mai à octobre, tandis qu'une répartition bi-modale avec une population supplémentaire entre 0 et 200 m est observée de février à avril (SCOTTO di CARLO et al., 1984). Ce comportement correspond à une migration ontogénique décrite pour l'espèce dans différentes zones géographiques atlantiques et méditerranéennes, ainsi que pour des espèces voisines du même genre. Il explique l'apparition et la disparition saisonnière de l'espèce dans la zone frontale et implique le rôle interactif de facteurs exogènes, variations saisonnières des caractéristiques du milieu non liées à l'hydrodynamique, et de facteurs endogènes.

Les facteurs endogènes sont nécessaires pour rendre compte des différences de comportements apparaissant au cours de la vie d'un individu, déterminisme de la migration des formes profondes (C4, C5) vers la surface au printemps (les cycles thermiques, lumineux et trophiques sont de très faible amplitude au-delà de 500 m) comme de la migration des individus de la (ou des) génération(s) fille(s) au début de l'été. Leur nature sera analysée et discutée lors de la discussion générale.

Ceci illustre enfin les interactions entre les distributions verticale et horizontale des individus. La profondeur d'origine des eaux de résurgence varie de 100-200 m à 500-800 m en hiver et de 50 à 200 m en été. La profondeur de localisation des populations estivales et automnales de C. helgolandicus supérieure à 600 m leur évite un entraînement vers la surface, autorisé en hiver lorsque les divergences concernent des couches plus profondes.

- Populations hauturières

Clausocalanus A. et B., et à un degré moindre Oithona, ont des types de distribution spatiale et de variations saisonnières voisines de celles

de C. helgolandicus. Elles sont rencontrées toute l'année dans la région mais en plus faible densité. Leur maximum annuel d'abondance apparaît au printemps en zone frontale. Un maximum secondaire est observé en automne, en zone marginale pour les deux premiers taxons, en zone frontale pour le dernier.

Un comportement semblable à celui de C. helgolandicus pourrait expliquer ces variations de distribution. Des migrations verticales saisonnières d'espèces jumelles ont été décrites en mer Tyrrhénienne (HURE et al., 1980). Ce sont des migrations de plus faible extension, la distribution verticale en automne et hiver étant moins profonde (100 m) que celle de C. helgolandicus. La présence d'individus de ces espèces dans les eaux superficielles en dehors de leurs saisons de reproduction peut alors être expliquée par l'entraînement d'une partie des populations par l'eau de résurgence.

- Populations côtières

A l'opposé des populations analysées jusqu'ici, le rôle des migrations verticales n'apparaît pas pour les populations côtières. Une partie de ces populations (larves d'échinodermes, chétognathes, cladocères, Euterpina acutifrons, Candacia spp., Corycaeus spp. et Temora stylifera) est strictement côtière ; elles ne dépassent jamais la première divergence. Acartia clausi et Centropages typicus par contre sont rencontrés sur toute la région étudiée. Le maximum annuel d'abondance de ces espèces est observé sur la radiale à des dates correspondant à celles observées en baie de Villefranche (SEGUIN, 1981). Sur cette radiale, l'abondance des espèces strictement côtières est toujours inférieure à celle observée en baie de Villefranche, tandis que A. clausi et C. typicus ont des densités plus élevées au printemps en zone frontale. Des exigences écologiques moins strictes pourraient expliquer la survie de ces dernières espèces lorsqu'elles sont entraînées loin de la région côtière, la rencontre de conditions saisonnières favorables leur permettant, au printemps, de se reproduire.

4 - DISCUSSION GENERALE

4 - DISCUSSION GENERALE

Cette analyse de la distribution spatiale des populations mésozooplanctoniques fait ressortir l'existence de caractéristiques propres à différentes échelles spatio-temporelles, du jour et du kilomètre à l'année et la centaine de kilomètres. La persistance de ces distributions est mise en évidence à grande et moyenne échelle temporelle pour une même région géographique. Elle est vérifiée à plus petite échelle temporelle en utilisant les structures hydrologiques comme référence spatiale.

Pour chacun de ces types de distribution, l'analyse des causes déterminantes associe des facteurs hydrodynamiques et des facteurs biologiques relevant du comportement des individus. Les facteurs déterminants sont propres à chaque espèce et, suivant les régions, à chaque population ; ils varient avec l'échelle de perception (biomasses zooplanctoniques, espèces, populations) et l'échelle d'observation. La mosaïque d'informations obtenue par cette analyse peut être intégrée dans un schéma général expliquant les relations entre structures spatio-temporelles des distributions à micro-, méso- et grande échelle. Si l'origine et la nature des processus varient avec l'échelle envisagée, le schéma d'interaction est unique, constituant un continuum intégré dans le cycle vital de l'individu et le cycle annuel de l'espèce.

Il s'agit ici, à partir d'une comparaison des caractéristiques des deux régions analysées, de leurs différences et de leurs similitudes, de définir ce schéma, de le généraliser aux cas d'autres populations et d'autres régions, d'analyser les causes biologiques déterminantes, de définir les conséquences et les perspectives de ces hypothèses pour la planctologie actuelle.

4.1 - Persistance et maintien des distributions

De nombreuses observations du maintien de la distribution spatiale du zooplancton dans un milieu fluide sont fournies au niveau biogéographique, régional, saisonnier, ...

A l'échelle de l'Atlantique Nord, FLEMINGER et HULSEMAN (1977) démontrent, par l'analyse des pores abdominaux et des périodes de reproduc-

tion, l'existence de populations isolées et auto-entretenuës de Calanus helgolandicus pour différentes régions de l'Atlantique et de la Méditerranée : côtes Nord-Ouest de l'Afrique, dérive Nord-Atlantique, côtes Nord-Ouest américaines, Méditerranée et mer Noire. A cette échelle, différents exemples de persistance des populations ont été observés sans que les processus en cause ne soient expliqués : Candacia pachydactyla des côtes Est et Ouest d'Afrique du Sud (JONES, 1965), Pontellina plumata de l'Atlantique et de l'océan Indien (FLEMINGER et HULSEMAN, 1974), Drepanopus forcipatus (HULSEMAN, 1985).

A l'échelle d'une région ou d'un bassin, la persistance de la distribution spatiale et les variations temporelles sont généralement expliquées par une interaction entre le comportement des individus (profondeur d'immersion, migrations cycliques), les variations de ce comportement au cours du cycle vital de l'individu et les cisaillements de courants sur la verticale. Les manifestations varient avec l'espèce et les conditions hydrodynamiques locales mais le schéma général est commun.

A l'échelle annuelle, en mer Adriatique, les variations saisonnières de distribution verticale des populations de copépodes expliquent les variations de distribution géographique (HURE et al., 1980). De telles variations saisonnières de distribution verticale sont également observées en mer Tyrrhénienne (SCOTTO di CARLO et al., 1984) et sur le plateau continental de Nouvelle-Ecosse où des variations de migrations verticales cycliques sont également mises en évidence (SAMEOTO, 1985).

A l'échelle d'une génération, les variations de localisation en profondeur suivant le stade du développement, définies comme une migration ontogénique verticale (VINOGRADOV, 1968 ; MAUCLINE et FISCHER, 1969 ; OMORI, 1974), entraînent une migration ontogénique horizontale par différence de transport advectif (OMORI, 1974). Ce sont les cas de l'apparition et du départ de populations de copépodes de différentes régions de résurgence côtière : Calanus californiensis de l'upwelling de Californie (LONGHURST, 1967), Calanoides carinatus du golfe de Guinée (BINET et DE SAINTE CLAIRE, 1975 ; PETIT et COURTIES, 1976). C'est l'interprétation proposée des variations saisonnières de présence de Calanus helgolandicus

dans le front liguro-provençal. A plus petite échelle temporelle, ces migrations ontogéniques sont invoquées pour expliquer la persistance spatiale d'une génération à l'échelle d'une baie ou d'un golfe : pour des formes holopélagiques, Calanus marshallae des côtes d'Oregon (PETERSON et al., 1979), Temora longicornis du détroit de Long Island (PETERSON, 1985), mais aussi pour les larves d'espèces méroplanctoniques de crustacés, Homarus americanus, Panulirus cygnus, Panulirus interruptus, Panulirus argus, Cancer magister (cf. Analyses et références, SASTRY, 1983), de poissons pélagiques, Clupea harengus et Mallotus villosus (FORTIER et LEGGETT, 1982, 1983), ou récifaux (LOBEL et ROBINSON, 1986).

En fait, ces comportements classés sous le terme général de migrations ontogéniques verticales recouvrent une grande diversité d'origines et de manifestations. Suivant l'échelle d'observation et de comparaison choisie, un type particulier de déplacement, en fonction de l'heure, entre stades de développement, entre générations, ..., apparaîtra prédominant. Le fait essentiel, commun à toutes ces observations, est une même origine du processus déterminant : interaction entre le comportement de déplacement sur la verticale de l'individu et l'hydrodynamique à l'échelle de ces déplacements. En accord avec l'analyse de WILLIAMS et CONWAY (1984) pour C. helgolandicus de mer Celtique, ces déplacements verticaux s'inscrivent dans un ensemble complexe de comportements qui associe des migrations de ponte, de nutrition, circadiennes et même l'absence de migrations. Ils varient dans le temps et sont programmés par le cycle vital de l'individu et de l'espèce (WILLIAMS, 1985, pour C. helgolandicus et C. finmarchicus de mer Celtique).

Les observations réalisées dans le front liguro-provençal et en zone de résurgence côtière portugaise vérifient l'existence de ces interactions. Les individus de chaque population ou cohorte ont une répartition propre définie par rapport à la structure hydrologique du milieu. A l'échelle de la durée de vie d'un stade de développement, cette localisation est conservée malgré les déplacements géographiques de la structure hydrologique. Cette structure hydrologique est un traceur de l'hydrodynamique. Le rôle du comportement est démontré de manière indirecte par une comparaison croisée des différences de répartition due :

- aux différences de migrations, de déplacements ou d'immersion entre espèces, stades de développement et générations successives devant une même structure hydrodynamique (front ou résurgence côtiers),

- aux comportements similaires des individus devant deux structures dynamiques différentes (front et résurgence côtiers).

4.1.1 - Interactions entre comportements et hydrodynamique

- Comparaisons entre zones frontales d'upwelling et côtières

La zonation des populations planctoniques, décrite à moyenne échelle spatio-temporelle (quelques dizaines de kilomètres et le mois), est semblable pour les résurgences côtières de l'Atlantique Central Nord-Est et le front Liguro-Provençal. Elle correspond à une même structure hydrologique horizontale : une zone de gradients physiques, globalement parallèle à la côte, sépare des compartiments hydrologiques et des populations mésozooplanctoniques, côtiers et hauturiers, à caractéristiques distinctes. Des structures similaires sont observées pour d'autres régions géographiques : résurgences des côtes d'Oregon (PETERSON et al., 1979), de Mauritanie (WEIKERT, 1984), front côtier de Nouvelle-Ecosse (HERMAN et al., 1982). La différence principale entre ces deux types de front est observée à plus petite échelle spatiale (quelques kilomètres) : en zone de résurgence côtière (front prograde, isohalines parallèles au fond), les populations sont localisées dans les compartiments hydrologiques définis par les discontinuités physiques tandis que, pour les fronts côtiers rétrogrades (isohalines \pm perpendiculaires au fond) de Nouvelle-Ecosse et de Méditerranée, certaines de ces populations sont localisées dans la zone de gradient physique. En particulier, C. helgolandicus est localisé dans la zone frontale Liguro-Provençale à proximité du gradient de densité et, en dehors de ces gradients, en zone de résurgence côtière portugaise (cf. chapitre 2.2).

A ces deux échelles (moyenne et fine), le maintien de la distribution spatiale des populations est identifié par rapport à la structure hydrologique ; il est expliqué par une interaction entre le comportement (mobilité) des individus et les caractéristiques hydrodynamiques locales.

- A l'échelle moyenne, un premier type d'interaction, similaire pour ces deux types de front, intègre les migrations nyctémérales et les cisaillements de courant sur la verticale. La modélisation du processus pour C. marshallae des côtes d'Oregon (WROBLEWSKI, 1982) démontre une compensation des transports horizontaux. De telles interactions ont été observées et décrites pour les Métridiidés et les Euchaetidés du cap Blanc (chapitre 3.1), les Métridiidés et les ptéropodes du front liguro-provençal (chapitre 4.2). Elles sont probables pour les Métridiidés des côtes marocaines et mauritaniennes où ces migrations ont été observées. Cependant, contrairement à l'hypothèse de PETERSON et al. (op. cité), ces migrations ne sont pas observées pour les autres espèces, en particulier C. helgolandicus, que ce soit dans ces régions de résurgence ou dans celles de fronts côtiers (Nouvelle-Ecosse, Méditerranée). Ces populations ont une distribution horizontale beaucoup plus restreinte par rapport aux structures hydrologiques (association par exemple à la zone de gradient physique pour les fronts côtiers) que celle des espèces à migrations verticales cycliques. Le schéma explicatif fait alors appel à des comportements différents bien que voisins et aux caractéristiques hydrodynamiques locales à échelle fine.

- A l'échelle fine, la différence de localisation des populations par rapport aux discontinuités physiques peut traduire une différence d'importance relative des composantes de la circulation, parallèle à la côte et aux fronts dominants en zone de résurgence (BLACKBURN, 1979 ; MITTLESTEDT, 1982), perpendiculaire pour le front rétrograde de Nouvelle-Ecosse (HERMAN et al., 1982). Cependant, pour le front ligure, la composante perpendiculaire à la côte est inférieure d'un ordre de grandeur à la composante parallèle. Une deuxième cause plus probable serait l'orientation de la convergence principale vers le large pour les zones de résurgence, vers la côte pour les fronts côtiers.

Dans ce dernier cas, la manifestation plus robuste d'un transport passif suivant le courant de convergence frontal ne supprime pas la part du comportement des individus. Une telle accumulation, purement passive, serait en contradiction avec les observations analysées pour le front Liguro-Provençal : maintien des effectifs moyens sans évolution de la structure d'âge (proportion des stades copépodites) et maintien de cohortes

distinctes dans la zone frontale alors qu'elles sont mélangées en dehors. Les types de comportements qui ont été respectivement analysés pour ces deux types de système hydrodynamiques apparaissent similaires : des déplacements verticaux non synchronisés par le nyctémère.

Cette interprétation est déduite des types de distribution observés. Elle est soutenue par les distributions verticales très variables décrites à petite échelle dans les zones de résurgence côtière Nord-Ouest Africaine et le front Liguro-Provençal. Dans le premier cas, l'interaction avec une seule cellule de circulation est suffisante pour expliquer le maintien de la localisation des populations parce que les profondeurs concernées, inférieures à la centaine de mètres, sont faibles devant les capacités de déplacement des individus. Dans le second cas, les profondeurs supérieures à 200 m impliquent l'existence de deux cellules de circulation tournant en sens inverse pour expliquer la faible dispersion horizontale. Le schéma d'interprétation de PETERSON et al. (op. cité) pour les côtes d'Oregon est intermédiaire. Si la distribution, très localisée en profondeur, des populations (excepté C. helgolandicus), permet d'expliquer l'absence de transport dans la couche d'Eckman, elle implique l'existence de deux cellules de circulation pour expliquer l'absence d'immigration en zone côtière des populations du large (cf. également modélisation pour A. clausi de WROBLEWSKI, 1980). Le schéma proposé pour les upwellings Nord-Ouest africains s'appliquerait dans le cas de l'Oregon puisque les durées de séjour dans la couche superficielle d'Eckman, comme dans l'eau de résurgence, sont réduites. Pour trancher entre ces deux possibilités, l'observation directe des types de distribution demanderait un échantillonnage assez lourd : observation de plusieurs profondeurs sur les 10-20 km d'extension horizontale d'une cellule de circulation dans des intervalles de quelques heures. De plus, DENMAN et POWELL (1984) soulignent que, malgré l'analyse exhaustive des zones d'upwelling, la controverse physique sur l'existence d'une ou deux cellules de circulation n'est toujours pas résolue. Il faut admettre avec ces auteurs, puisque la formation et la persistance d'un front implique un fort courant de convergence, que l'hypothèse de continuité nécessite une circulation verticale de compensation.

La vérification du comportement proposé doit attendre la possibilité de mesurer directement les processus hydrodynamiques à petite échelle spatio-temporelle.

- Généralisation

Cette analyse des processus responsables des distributions horizontales conduit à introduire un aspect dynamique dans le schéma statique généralement admis d'une interaction entre le niveau d'immersion des individus et leur entraînement par la circulation horizontale (HURE et al., 1980). Certaines des populations analysées ici présentent une distribution où domine le rôle du transport advectif (populations hauturières de la couche superficielle du cap Blanc, Euterpina et Corycaeus, chap. 2.1.2, et du Portugal, Pseudocalanidés et Ctenocalanus vanus, chap. 2.2). D'autres exemples sont décrits pour les populations mésozooplanctoniques de fjords et d'estuaires (cf. DE LADURANTAYE et al., 1984), les larves de gastéropodes et de bivalves de l'océan Pacifique (SCHELTEMA et WILLIAMS, 1983). D'une part ces observations n'infirmement pas le schéma dynamique proposé. Le maintien d'une immersion dans une masse d'eau se traduit par une absence de déplacement sur la verticale pour l'observateur. Il implique cependant une natation active pour résister à la sédimentation, compte tenu de la densité des individus, en particulier pour les larves de mollusques. D'autre part, elles permettent de le compléter : le type de distribution horizontale et son extension dépendent des déplacements et de leur amplitude sur la verticale par rapport à la circulation.

Selon ce schéma, les variations saisonnières de la distribution spatiale s'expliquent par les variations saisonnières du comportement des individus dont de nombreux exemples ont déjà été cités.

Il faut souligner enfin que les distributions sont identifiées par la position de la majorité des individus de la catégorie. Dans la plupart des cas, il existe une fraction de ces individus trouvée en dehors de la répartition principale : ce phénomène traduit l'existence d'une dispersion.

4.1.2 - Déterminisme du comportement, facteurs immédiats et facteurs ultimes

- Facteurs immédiats externes

La distribution spatiale des individus et ses variations sont classiquement décrits par rapport aux paramètres abiotiques et biotiques de l'en-

vironnement : température, salinité, pression, lumière, qualité et quantité de nourriture, abondance des compétiteurs et des prédateurs. Une première approche est d'interpréter l'influence directe de ces facteurs sur les types de distribution observés.

Les facteurs biotiques relèvent des causes coactives selon STAVN. Pour les populations mésozooplanctoniques, l'influence de la biomasse chlorophyllienne (nourriture disponible) est controversée : l'attraction des individus par la productivité est suggérée (HERMAN et al., 1982) mais les distributions relatives du phyto- et du zooplancton sont excessivement variables à l'échelle de quelques mètres et bruitées par la précision de localisation des engins de prélèvement (cf. controverse entre LONGHURST et HERMAN, 1980 et ORTNER et al., 1980). De même, les cas d'observations d'influence de la prédation sur les types de distribution sont limités au domaine lacustre (LEWIS, 1980). L'hypothèse d'un processus dynamique, présidant à la répartition des individus suivant leurs types de comportement, implique un remaniement fréquent de la distribution des proies et des prédateurs et ne permettrait pas une observation directe de leurs relations spatiales (cf. aussi MACKAS et al., 1985).

Les facteurs abiotiques (lumière, pression, température) sont des signaux et des repères qui déclenchent et orientent les déplacements (RICE, 1967 ; CRISP, 1974). En Nouvelle-Ecosse, à partir de l'analyse des corrélations entre variations saisonnières des migrations (ou leur absence) verticales et des facteurs externes, SAMEOTO (1985) leur accorde un rôle prépondérant et discute les interactions possibles. Cependant, la part de facteurs internes ne peut être négligée.

- Facteurs immédiats internes

Il paraît évident que l'état physiologique détermine le comportement. La vitesse et la durée des déplacements dépendent de l'état énergétique des individus. Les mouvements des copépodes sont les plus coûteux en énergie de 7,6 à 10 cal.g⁻¹.km⁻¹, en principe, pour Pleuromamma xiphias (MORRIS et al., 1985). La sensibilité et la réponse aux facteurs externes varie avec le stade de développement : phototactisme d'Acartia tonsa (STEARNS et FORWARD, 1984 a et b), de larves de balanes (LANG et al., 1979), larves de décapodes (FORWARD et COSTLOW, 1974 ; FORWARD et CRONIN, 1979), géotactisme des larves de décapodes (SULKIN, 1975 ; BIGFORD, 1979). Elles varient

également avec l'état de nutrition : phototactisme inhibé ou activé des larves de balanes (SINGARAJAH et al., 1967), de décapodes (BURTON, 1979 ; LANG et al., 1980).

Dans le milieu, la variabilité individuelle des relations et interactions entre absence ou présence de rythmes d'ingestion et de migration verticale suggère que l'état de satiété influe sur le déterminisme de ces comportements (CONOVER, 1968 ; PEARRE, 1973 ; BAMSTEDT, 1984). Enfin, le comportement (agrégations en essaim et de copulation, migrations de pontes) varie avec l'état de maturité, traduisant une régulation par des facteurs internes.

- Facteurs immédiats et facteurs ultimes

La complexité ici est double. D'une part, les facteurs externes régulent le comportement mais aussi le métabolisme des individus qui influe également sur le comportement. D'autre part, l'état physiologique, le métabolisme, dépendent de facteurs ultimes liés à l'espèce, à son cycle et à sa stratégie vitale. L'ambiguïté réside actuellement dans cette interaction probable de facteurs externes immédiats et de facteurs ultimes dans la régulation du métabolisme. L'activité métabolique des copépodes varie avec la température, la quantité de nourriture, la taille de l'individu (VIDAL, 1980. a et b). Elle varie aussi avec la taille moyenne de l'espèce, le stade de développement (VIDAL, 1980 c et d), entre espèces pour un même stade saisonnier de développement, et pour l'espèce, entre saisons pour un même stade. Ces types de variations ont été plus particulièrement analysés pour les différentes espèces à stades hivernaux de diapause des hautes latitudes : variations des substances de réserves et de la composition biochimique (C. finmarchicus, TANDE, 1982), composition biochimique et activités enzymatiques digestives (C. finmarchicus et Metridia longa, BAMSTEDT et ERVIK, 1984), taux d'ingestion (C. glacialis et C. finmarchicus, TANDE et BAMSTEDT, 1985), taux d'excrétion et de respiration (C. glacialis, BAMSTEDT et TANDE, 1985). Il existerait ainsi une séquence programmée du déroulement du cycle annuel de l'espèce dont les phases successives sont marquées par des changements du métabolisme (orientation et niveau d'activité) pour lesquelles les facteurs externes n'interviendraient que comme régulateurs secondaires. Par exemple, le déclenchement de

la mue terminale du stade C4 de diapause chez C. helgolandicus dépend de l'achèvement d'un cycle interne de développement plus ou moins marqué suivant la latitude et suggère l'existence d'un contrôle hormonal (HIRCHE, 1983).

Peu de travaux ont été consacrés à l'analyse des interactions "triangulaires" entre facteurs externes, physiologie et comportements. Récemment, GILL et CRISP (1985) ont montré que la fréquence des battements de pattes de Temora longicornis varie avec la taille, le sexe et le cycle saisonnier. Ces auteurs soulignent que la variation saisonnière peut aussi bien traduire des différences réversibles d'une acclimatation à long terme qu'une différence permanente entre générations de saisons froides et de saisons chaudes.

Il ne faut certainement pas rechercher une séparation nette entre ces deux aspects immédiats (ou cause) et ultimes (ou téléologiques). RINGELBERG (1980) rappelle que, dans la plupart des cas, les aspects téléologiques sont des adaptations et que les causes peuvent aussi être considérées comme un processus évolutif en cours de l'histoire de l'espèce. Cependant, prendre en compte les aspects ultimes ou téléologiques permet de mieux comprendre les processus biologiques, d'affiner les hypothèses. Cette discussion sur le déterminisme du comportement souligne aussi l'insuffisance des causes recensées pour expliquer les types de distributions observées et leurs variations saisonnières.

Dans le front Liguro-Provençal, les générations successives présentent une dualité de réponse à la nourriture disponible, se traduisant par des périodes de reproduction discontinue. En particulier, Calanus helgolandicus stocke cette énergie sous forme de lipides pour un stade voisin dans ses caractéristiques des stades de diapause des hautes latitudes ou au contraire l'utilise pour la maturation sexuelle et la reproduction. Dans l'un et l'autre cas, les modifications résultantes de la physiologie contribuent à expliquer les modifications du comportement : l'augmentation de la densité favorise une localisation en profondeur réversible lorsque les réserves sont épuisées. Cependant, le déterminisme de cette orientation du métabolisme est une question non résolue. Les variations de la qualité et de la quantité de nourriture ont été proposées comme cause pour C. finmarchicus et C. glacialis. Cette hypothèse pose le

même type de problème que celui de l'orientation du déplacement. La quantité de nourriture est une information de nature scalaire. Elle présente une variabilité à petite échelle ; l'individu doit disposer d'une information vectorielle et d'un terme de comparaison pour interpréter le signal externe. Une autre hypothèse possible serait un processus semblable au déterminisme des alternances de reproduction sexuée et parthénogénétiques des daphnies et des oeufs de dormance des copépodes néritiques et limniques. Le déterminisme, dans ce cas, dépend de la photopériode et de l'adaptation à la température (UYE, 1985). Il s'agirait là d'une manifestation de la stratégie vitale de type r (PIANKA, 1970) dont les copépodes présentent de nombreuses caractéristiques. Pour ces espèces semelpares, le stade de diapause est un moyen d'assurer la pérennité de l'espèce en augmentant le taux de survie des générations confrontées à des conditions saisonnières défavorables. Vérifier ce point serait fécond sur différents plans.

Cette adaptation conservée dans un environnement eutrophique tel que le front et les résurgences côtières peut impliquer soit une influence prépondérante par rapport à l'énergie disponible, d'autres facteurs (température estivale ?) soit un archaïsme. Dans l'immédiat, ce sont les caractéristiques temporelles de dates et durées, pour la dynamique de population (cf. COLEBROOK, 1985) et les modèles de production, qui seraient précisés.

Le même type de questions se pose pour les autres populations néritiques ou hauturières qui présentent toutes dans leur cycle annuel des discontinuités de période de reproduction.

4.2 - Conséquences et perspectives

Cette étude illustre deux points de la proposition de LEGENDRE et DEMERS (1984) pour une océanographie dynamique :

- L'hydrodynamique est le vecteur de rencontre entre les agents immédiats de l'environnement et les organismes.

- Une approche expérimentale doit être appliquée in situ pour l'analyse causale des phénomènes.

Le premier point conduit à pondérer la signification accordée aux paramètres physiques, température et salinité. Ce ne sont pas uniquement des causes de variations du métabolisme, de la survie et de la production. Ce sont des traceurs de l'hydrodynamisme et, à travers la structuration résultante du milieu fluide, une référence spatiale de la distribution des individus. Une part de la variabilité de ces distributions, due à la référence géographique et correspondant à un biais de la stratégie d'échantillonnage, est ainsi supprimée. La description des structures biologiques permet alors d'interpréter le rôle des interactions entre les comportements biologiques et l'hydrodynamique dans le déterminisme et le maintien des caractéristiques observées. Si cette démarche fait appel au second point, la définition des hypothèses reste cependant complexe : il existe des interactions étroites entre les causes déterminantes et une imbrication des échelles spatio-temporelles de manifestation des causes et des effets. Ceci conduit à dédoubler les directions d'observations. Dans ce cas, il est seulement possible de bâtir des hypothèses sur la distribution des variables compatibles avec le type d'observation réalisé (MARGALEF, 1985). Actuellement, c'est la compatibilité des séries d'hypothèses obtenues par différentes séries d'observations qui permet de proposer une interprétation de la réalité. Tout comme la référence et les échelles spatiales sont fournies par l'hydrologie et l'hydrodynamique, le cycle vital de l'individu et de l'espèce doit être utilisé comme référence et échelle temporelle. Les moyens d'échantillonnage actuels, les progrès techniques réalisés dans l'obtention d'échantillons en séquence comme dans la description simultanée des caractéristiques hydrobiologiques (cf. analyse de FASHAM, 1978), ne sont pas limitantes. La charge logistique accrue de l'identification et du comptage des individus peut être réduite par le développement d'une automatisation des techniques (cf. annexes 10 et 11). Cependant, le manque de paramètres permettant une analyse de la dynamique à petite échelle reste un point critique.

Par exemple, les changements de dominance des populations d'euphausiacés isolées par entraînement dans les anneaux d'eau froide du Gulf Stream (WIEBE et al., 1976) peuvent résulter de différences interspécifiques du comportement vis-à-vis de la perméabilité des barrières physiques, de tolérance aux conditions externes aussi bien que d'une interaction entre ces deux processus.

Les différences de physiologie suivant la répartition des individus dans le milieu ont été établies ici de manière directe pour les côtes Nord-Ouest africaines : les activités enzymatiques digestives varient (niveau moyen, amplitude de variation, rythmes internes) suivant la répartition des individus d'une même espèce de part et d'autre d'un front et dans les différents compartiments hydrologiques hauturiers, de résurgence et côtiers (cf. chapitre 2). Les inconnues actuelles sur la signification des activités enzymatiques digestives ne permettent pas de définir s'il s'agit d'une inhibition ou d'une adaptation du métabolisme. Cause ou conséquence du processus, les individus entraînés hors, ou ne pouvant se maintenir dans le biotope favorable, doivent présenter une variation du métabolisme. Les copépodites 4 et 5 de C. helgolandicus, prélevés en dehors des fortes concentrations d'individus de la zone frontale, sont par exemple dépourvus de pigments caroténoïdes. Disposer d'une méthode de mesure de ces variations d'état physiologique ou approfondir la signification des indices enzymatiques autoriseraient une description et une quantification directe de la dispersion. Ceci contribuerait en outre à définir la part des facteurs immédiats et des facteurs ultimes dans la régulation des comportements et le déterminisme des distributions spatiales.

5 - RESUME - CONCLUSIONS

5 - RESUME - CONCLUSIONS

L'analyse de la répartition spatiale du mésozooplancton comporte actuellement deux approches distinctes. L'une porte principalement sur la distribution en agrégats des planctotes à différentes échelles spatio-temporelles en réponse aux processus hydrodynamiques (advection, dispersion turbulente, ...). L'autre, plus écologique, décrit la distribution par catégories taxonomiques en fonction de l'environnement (profondeur, lumière, température, nourriture, ...). Cette étude tente de réunir ces deux approches dans une synthèse des interactions entre processus hydrodynamiques, comportement des individus et rôle des facteurs externes. Elle comporte des travaux déjà publiés et d'autres originaux réalisés en différentes régions de résurgence côtière Nord-Est Atlantique et du front du bassin Liguro-Provençal.

En préalable, les connaissances acquises sur les variations et la signification des activités enzymatiques digestives (amylase, trypsine) sont révisées. Les types répertoriés de variations sont très diversifiés et traduisent l'existence de régulations complexes. La part d'information d'ordre physiologique ou métabolique de ces mesures ne peut encore être interprétée sans disposer de paramètres complémentaires. Cependant, elles traduisent de manière globale une structuration spatiale des populations d'un même écosystème et pour les individus d'une même espèce des différences d'état physiologique ou de métabolisme suivant leur occurrence.

Démarche

Les distributions spatiales des individus sont décrites à différentes échelles spatio-temporelles (de 1 à 100 km, de l'heure au mois et à l'année) avec différents moyens d'échantillonnage : filets à plancton, enregistrements continus horizontaux à haute vitesse (tube Hai-pompe) ou profils verticaux de caméra-plancton (Edgerton). Suivant le mode, la fréquence et la stratégie des prélèvements (orientation des radiales par rapport aux structures hydrologiques, ...), différentes images statiques de la distribution des individus sont obtenues. Les traitements font appel à

la cartographie simultanée des paramètres (hydrologie, abondance, ...), l'analyse de variance, l'analyse en composantes principales. Une méthode mathématique a été développée pour décrire et relier les structures hydrologiques et biologiques. C'est une fonction de structure utilisant la distance de corde comme métrique. La comparaison croisée des différentes images ainsi obtenues permet d'interpréter l'origine des répartitions observées et de restituer leur dynamique.

Zonation des populations

Les différents écosystèmes analysés présentent une structure cohérente de la répartition spatiale des populations par rapport à la structure hydrologique du milieu. La zone de localisation préférentielle d'une population ou d'un stade ontogénique est définie par l'association du maximum relatif d'abondance des individus et d'un compartiment hydrologique. Les occurrences de faible abondance en dehors de ce compartiment traduisent l'existence de dispersion. Quelques espèces présentent toujours une distribution côtière tout au long du cycle annuel, telles : Temora longicornis, Temora stylifera, Euterpina acutifrons et certains corycaeidés. La localisation des autres populations varie avec le stade de développement et la période considérée du cycle saisonnier de l'espèce. En particulier, pour Calanus helgolandicus, les stades copépodites 4 et 5 sont localisés dans le compartiment délimité par la côte et la zone de résurgence (en région et période d'upwelling) ou dans la zone frontale (bassin Liguro-Provençal au printemps), tandis que les adultes ont une répartition distincte. Pour cette espèce, les variations de répartitions correspondent à différentes étapes d'une migration ontogénique. Cette analyse est étendue pour la région méditerranéenne à l'ensemble des populations de copépodes et du cycle annuel. Exceptées les espèces côtières, chacune de ces populations est localisée dans la zone frontale à la période de son maximum saisonnier d'abondance. Dans ce sens, les fronts ou zones de résurgences, qui sont le siège d'une production primaire accrue, jouent pour les copépodes le rôle de zone de nourrisserie tel que défini pour les larves de poissons.

Maintien des localisations, processus facteurs déterminants

La localisation des populations par rapport aux structures hydrologiques est maintenue malgré les déplacements géographiques observés de ces dernières en réponse aux variations météorologiques (upwelling portugais) et de la circulation générale induite (front Liguro-Provençal). Ces localisations sont conservées à l'échelle du mois ou du temps de développement d'une génération. Les causes et les comportements déterminant l'acquisition, le maintien puis l'abandon de ces répartitions spatiales sont analysés à l'échelle de l'individu.

Certains des comportements autorisant un maintien de la localisation ont été observés directement. En particulier, la migration nycthémerale permet, dans les zones de cisaillements verticaux de courant, une compensation des transports advectifs (cas des Metridiidae). La distribution verticale à forte variabilité temporelle observée pour les populations localisées dans le compartiment côtier des régions d'upwelling ou en zone frontale du bassin Liguro-Provençal (cas de C. helgolandicus) autorise un processus voisin de compensation des dispersions par les divergences et convergences associées localement. Ce dernier cas ne nécessite pas l'existence de migrations rythmées des individus mais simplement un déplacement en réponse à la variation de facteurs externes (pression, température, ...) lié à leur transport ou à leur sédimentation. Les déplacements sont orientés ou non suivant les espèces. Ces conclusions sont soutenues de manière indirecte par les différences de distribution observées en fonction des caractéristiques hydrodynamiques :

- . pour une même espèce entre deux systèmes physiques (résurgence et front côtier),

- . pour une même espèce suivant l'occurrence des individus dans et hors le compartiment préférentiel.

Les répartitions analysées ont un caractère dynamique. Elles résultent d'interactions entre les caractéristiques hydrodynamiques du milieu et le comportement des individus. Le rôle des facteurs exogènes en endogènes est analysé et discuté, montrant la part due au cycle et à la stratégie vitale de chaque espèce.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ALLDREDGE, A.L. and HAMMER, W.F., 1980. Recurring aggregation of zooplankton by a tidal current. *Estuarine Coastal Mar. Sci.*, 10:31-37.
- ARNAUD, J., BRUNET, M. and MAZZA, J., 1978. Studies on the midgut of Centropages typicus (Copepod Calanoid). *Cell. Tiss. Res.*, 187:333-353.
- ARNAUD, J., BRUNET, M. et MAZZA, J., 1980. Structure et ultrastructure comparées de l'intestin de plusieurs espèces de copépodes calanoides (Crustacea). *Zoomorphologie*, 95:213-233.
- BAARS, M.A. and OOSTERHUIS, S.S., 1984. Diurnal feeding rhythms in North Sea copepods measured by gut fluorescence, digestive enzyme activity and grazing on labelled food. *Netherl. J. Sea. Res.*, 18(1-2):97-119.
- BAMSTEDT U., 1984. Diel variations in the nutritional physiology of Calanus glacialis from Lat. 78°N in the summer. *Mar. Biol.*, 79:257-267.
- BAMSTEDT, U. and ERVIK, A., 1984. Local variations in size and activity among Calanus finmarchicus and Metridia longa (Copepoda, Calanoida) overwintering on the west coast of Norway. *J. Plank. Res.*, 6(5):843-857.
- BAMSTEDT, U. and TANDE, K.S., 1985. Respiration and excretion rates of Calanus glacialis in arctic waters of the Barents Sea. *Mar. Biol.*, 87:259-266.
- BERGERON, J.P., BOUCHER, J., DANIEL, J.Y. et LE COZ J.R., 1983. Indices biochimiques du fonctionnement des systèmes mésozooplanctoniques. In : Remontées d'eaux sur les côtes atlantiques du Portugal. *Rés. Camp. Mer (Public. CNEXO)*, n°25:95-101.
- BETHOUX, J.P. and PRIEUR, L., 1983. Hydrologie et circulation en Méditerranée Nord-Occidentale. *Pétroles et Techniques*, ISSN 0152-5425, 299:25-34.
- BIGFORD T.E., 1979. Ontogeny of light and gravity responses in rock crab larvae (Cancer irroratus). *Mar. Biol.*, 52:69-76.
- BINET, D. et SUISSSE DE SAINTE CLAIRE, E., 1975. Le copépode planctonique Calanoides carinatus. Répartition et cycle biologique au large de la Côte d'Ivoire. *Cahiers ORSTOM Sér. Océanogr.*, XIII(1):15-30.

- BLACKBURN M., 1979. Zooplankton in an upwelling area off northwest Africa : composition, distribution and ecology. *Deep Sea Res.*, 26:41-56.
- BOUGIS P., 1974. *Ecologie du plancton marin. II Le zooplancton.* MASSON, Paris, 200 pp.
- BURTON R.S., 1979. Depth regulatory behavior of the first zoea larvae of the sand crab *Emerita analoga* Stimpson (Decapoda : Hippidae). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 37:255-270.
- CASSIE R.M., 1959a. An experimental study of factors inducing aggregation in marine plankton. *N. Z. J. Sci.*, 2:339-365.
- CASSIE R.M., 1959b. Some correlations in replicate plankton samples. *N. Z. J. Sci.*, 2:473-484.
- CASSIE R.M., 1960. Factors influencing the distribution pattern of plankton in the mixing between oceanic and harbour waters. *N. Z. J. Sci.*, 3:26-50.
- CASSIE R.M., 1963. Microdistribution of plankton. *Oceanogr. Mar. Ann. Rev.*, 1:223-252.
- COLEBROOK J.M., 1985. Continuous plankton records : overwintering and annual fluctuations in the abundance of zooplankton. *J. Mar. Biol.*, 84:261-265.
- CONOVER R.J., 1968. Zooplankton life in a nutritionally dilute environment. *Am. Zool.*, 8:107-118.
- COSTE, B. et MINAS, H.J., 1978. Analyse des facteurs régissant la distribution des sels nutritifs dans la zone de remontée d'eau des côtes mauritaniennes. *Oceanol. Acta*, 5(3):315-324.
- COSTE, B., FIUZA, A.F.G. et MINAS, H.J., 1986. Conditions hydrologiques et chimiques associées à l'upwelling côtier du Portugal en fin d'été. *Oceanol. Acta.*, 9(2):149-159.
- COX J.L., 1981. Laminarinase induction in marine zooplankton and its variability in zooplankton samples. *J. Plankt. Res.*, 3:345-356.
- COX, J.L. and WILLASON, S.W., 1981. Laminarinase induction in *Calanus pacificus*. *Mar. Biol. Letter.*, 2:307-311.
- COX, J.L., HAURY, L.R. and SIMPSON, J.J., 1982. Spatial patterns of grazing related parameters in California coastal surface waters, July 1979. *J. Mar. Res.*, 40(4):1127-1153.
- CREPON, M., WALD, L. and MONGET, J.M., 1982. Low frequency waves in the Ligurian Sea during december 1977. *J. Geophys. Res.*, 87:595-600.

- CRISP D.J., 1974. Factors influencing the settlement of marine invertebrate larvae. In "Chemoreception in Marine Organisms". (P.T. GRANT and A.M. MACKIE Eds). Academic Press N.Y., 177-265.
- CUSHING D.H., 1962. Patchiness. Rapp. P.V. Reun. Cons. Int. Explor. Mer, 153:152-163.
- CUSHING, D.H. and TUNGATE, D.S., 1963. Studies of Calanus patch. I-The identification of a Calanus patch. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 43:327-337.
- DE LADURANTAYE, R., THERRIault, J.C., LACROIX, G. and COTE, R., 1984. Processus advectifs et répartition du zooplancton dans un fjord. J. Mar. Biol., 82:21-29.
- DENMAN, K.L. and POWELL, T.M., 1984. Effects of physical processes on planktonic ecosystems in the coastal ocean. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev., 22:125-168.
- FASHAM M.J.R., 1978. The statistical and mathematical analysis of plankton patchiness. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev., 16:43-80.
- FLEMINGER, A. and HULSEMAN, K., 1971. Systematics and distributions of four sibling species comprising the genus Pontellina Dana (Copepoda, Calanoida). Fish. Bull., 72:63-120.
- FLEMINGER, A. and HULSEMAN, K., 1977. Geographical range and taxonomic divergences in north Atlantic Calanus (C. helgolandicus, C. finmarchicus and C. glacialis). Mar. Biol., 40:233-248.
- FORTIER, L. and LEGGETT, W.C., 1982. Fickian transport and the dispersal of fish larvae in estuaries. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 39:1150-1163.
- FORTIER, L. and LEGGETT, W.C., 1983. Vertical migrations and transport of larval fish in a partially mixed estuary. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 40:1543-1555.
- FORWARD, L. and COSTLOW, J.D., 1974. The ontogeny of phototaxis by larvae of the crab Rhithropanopeus harrisi. Mar. Biol., 26:27-33.
- FORWARD, R.B. and CRONIN, T.W., 1979. Spectral sensitivity of larvae from intertidal crustaceans. J. Comp. Physiol., 133:311-315.
- FRONTIER S., 1985. Diversity and structure in Aquatic ecosystems. Oceanograph. Mar. Biol. Ann. Rev., 23:253-312.
- GAUDY R., 1972. Contribution à la connaissance du cycle biologique des copépodes du Golfe de Marseille. II-Etude du cycle biologique de quelques espèces caractéristiques. Tethys, 4:175-292.

- GAUDY, R. and BOUCHER, J., 1983. Relation between respiration, excretion (ammonia and inorganic phosphorus) and activity of amylase and trypsin in different species of pelagic copepods from an Indian Ocean Equatorial Area. *Mar. Biol.*, 75:37-45.
- GILL, C.W. and CRISP, D.J., 1985. The effect of size and temperature on the frequency of limb beat of Temora longicornis Müller (Crustacea, Copepoda). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 86(2):185-196.
- GOSTAN, J. and BOUCHER, J., 1976. Observation d'un front hydrologique délimitant une cellule côtière d'upwelling. *Rés. Camp. Mer, Publi. CNEXO*, 10:1115-1121.
- GROUPE MEDIPROD, 1983. Remontées d'eaux sur les côtes atlantiques du Portugal. *Rés. Camp. Mer, Publi. CNEXO*, 25:115 pp.
- HALLBERG, E. and HIRCHE, H.J., 1981. Differentiation of midgut in adults and overwintering copepodids of Calanus finmarchicus and C. helgolandicus. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 48:283-295.
- HALPERN, D., HOLBROOK, J.R. and REYNOLDS, M.R., 1974. A compilation of wind, current and temperature measurements: Oregon July and August, 1973. Coastal Upwelling Ecosystem Analysis Technical Report 6, M 74-73, Department of Oceanography, University of Washington, 190 pp.
- HARDY A.C., 1936. Observations on the uneven distribution of oceanic plankton. *Discovery Rep.*, 11:511-538.
- HARDY, A.C. and GUNTHER, E.R., 1935. The plankton of the South Georgia whaling grounds and adjacent waters, 1926-27. *Discovery Rep.*, 11:1-456.
- HASSET, R.P. and LANDRY, M.R., 1983. Effects of food level acclimatation on digestive enzyme activities and feeding behavior of Calanus pacificus. *Mar. Biol.*, 75:47-55.
- HAURY, L.R. and WIEBE, P.H., 1982. Fine scale multi species aggregations of oceanic zooplankton. *Deep Sea Res.*, 29(7A):915-921.
- HAURY, L.R., Mac GOWAN, J.A. and WIEBE, P.H., 1978. Patterns and processes in the time-space scales of plankton distribution. In "Spatial patterns in Plankton communities" (J.H. STEELE Ed) Plenum Press, London., 277-328.
- HEAD, E.J.H., and CONOVER, R.J., 1983. Induction of digestive enzymes in Calanus hyperboreus. *Mar. Biol. letter*, 4:219-231.
- HEAD, E.J.H., WANG, R. and CONOVER, R.J., 1984. Comparison of diurnal feeding rhythms in Temora longicornis and Centropages typicus with digestive enzyme activity. *J. Plankt. Res.*, 6:543-551.

- HERMAN, A.W., SAMEOTO, D.D. and LONGHURST, A.R., 1981. Vertical and horizontal Patterns of Copepods Near the shelf break South of Nova Scotia. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 38:1065-1076.
- HIRCHE H.J., 1981. Digestive enzymes of copepodids and adults of Calanus finmarchicus and Calanus helgolandicus in relation to particulate matter. *Kiel Merresforsch. Sonderh.*, 5:174-185.
- HIRCHE H.J., 1983. Overwintering of Calanus finmarchicus and C. helgolandicus. *Mar. Ecol. Progress. Ser.*, 11:281-290.
- HULSEMANN K., 1985. Two species of Drepanopus Brady (Copepoda : Calanoida) with discrete ranges in the Southern hemisphere. *J. Plankt. Res.*, 7:909-925.
- HURE, J. and SCOTTO DI CARLO, B., 1974. New patterns of diurnal vertical migration of some deep water copepods in the Tyrrhenian and Adriatic Sea. *Mar. Biol.*, 28:179-184.
- HURE, J., IANNORA, A. and SCOTTO DI CARLO, B., 1980. Spatial and Temporal distribution of Copepod communities in the Adriatic Sea. *J. Plankt. Res.*, (24):295-316.
- IBANEZ F., 1983. Optimisation de la représentation des séries chronologiques planctoniques multivariées. *Rapp. Comm. Int. Mer Médit.*, 28:113-115.
- IBANEZ F., 1984. Sur la segmentation des séries chronologiques planctoniques multivariées. *Oceanol. Acta*, 7:481-491.
- JONES E.C., 1965. Evidence of isolation between populations of Candacia pachydactyla (Dana) (Copepoda : Calanoida) in the Atlantic and the Indo Pacific Oceans. *Proc. Symp. on Crustacea. Mar. Biol. Ass. India, Symp. Ser 2(1):406-410.*
- KULLENBERG G., 1985. Views on the recruitment problem. In relation to the ICES ad hoc study group on Recruitment. ICES, IREP problems, Session Q, 8 pp.
- LANG, W.H., FORWARD, R.B. and MILLER, D.C., 1979. Behavioral responses of Balanus improvisus nauplii to light intensity and spectrum. *Biol. Bull.*, 157:166-181.
- LANG, W.H., MARCY, M., CLEM, P.J., MILLER, D.C. and RODELLI, M.R., 1980. The comparative photobehavior of laboratory-hatched and plankton-caught Balanus improvisus (Darwin) nauplii and the effects of 24-hour starvation. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 42:201-212.
- LEGENBRE, L. and DEMERS, S., 1984. Towards Dynamic Biological Oceanography and Limnology. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 41:2-19.
- LEWIS W.M.Jr., 1980. Evidence for stable community structure gradients maintained by predation. In "Evolution and Ecology of Zooplankton Communities" (C. KERFOOT Ed), University Press, London, 625-634.

- LOBEL, P.S. and ROBINSON, A.R., 1986. Transport and entrapments of fish larvae by ocean mesoscale eddies and currents in Hawaiian waters. *Deep Sea Res.*, 33:501-522.
- LONGHURST A.R., 1967. Vertical distribution of zooplankton in relation to the eastern Pacific oxygen minimum. *Deep Sea Res.*, 14:51-63.
- LONGHURST A.R., 1981. Significance of spatial variability. In "Analysis of Marine Ecosystems" A.R. LONGHURST Ed.), Academic Press, London, 415-442.
- LONGHURST, A.R. and HERMAN, A.W., 1980. Do oceanic zooplankton aggregate at, or near, the deep chlorophyll maximum?. *J. Mar. Res.*, 39(2):353-356.
- MACKAS D.L., 1984. Spatial autocorrelation of plankton community composition in a continental shelf ecosystem. *Limnol. Oceanogr.*, 29:451-471.
- MACKAS, D.L. and SEFTON, H.A., 1982. Plankton species assemblages off southern Vancouver Island : geographic pattern and temporal variability. *J. Mar. Res.*, 40:1173-1200.
- MACKAS, D.L., DENMAN, K.L. and ABBOTT, M.R., 1985. Plankton Patchiness : Biology in the physical vernacular. *Bull. Mar. sci.*, 37:622-674.
- MARGALEF R., 1985. From hydrodynamic processes to structure (information) and from Information to Process. In "Ecosystem theory for biological Oceanography" E. ULANOWICZ et T. PLATT Eds). *Can. Bull. Fish. Aquat. Sci.*, 213:260pp.
- MAUCLINE, J. and FISHER, L.R., 1969. The biology of Euphausiids. *Ad. mar. Biol.*, 7:1-454.
- MAYZAUD, O., MAYZAUD, P., DE LA BIGNE, C., ROHAN, R.G. and CONOVER, R.J., 1984. Diel changes in the particulate environment, feeding activity and digestive enzyme concentration in neretic zooplankton. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 84:15-35.
- MAYZAUD, P. and CONOVER, R.J., 1976. Influence of potential food supply on the activity of digestive enzymes of neretic zooplankton. In *Proc. 10th Europ. Symp. Mar. Biol.*, Persoone and Jespers Eds, Universa, Wetteren, 2:415-423.
- MAYZAUD, P. and MAYZAUD, O., 1980. Kinetic properties of digestive carbohydrases and proteases of zooplankton. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 38:535-543.
- MAYZAUD, P. and POULET, S., 1978. The importance of the time factor in the response of zooplankton to varying concentrations of naturally occurring particulate matter. *Limnol. Oceanogr.*, 23:1114-1154.

- MAZZA J., 1963. Copépodes des côtes orientales de Corse. Rapp. Comm. Int. Mer. Medit., 17(2):563-572.
- MAZZA J., 1968. Données sur la répartition verticale des Copépodes de la surface aux eaux profondes en Méditerranée Occidentale. Rapp. Comm. Int. Mer. Medit., 19(3):501-503.
- MILEIKOVSKY S.A., 1971. Types of larval development in marine bottom invertebrates : their distribution and ecology significance, a re-evaluation. Mar. Biol., 10:193-212.
- MINAS, H.J., CODISPOTI, L.A. and DUGDALE, R.C., 1982. Nutrients and primary production in the upwelling region off Northwest Africa. Rapp. P.V. Reun. Cons. Int. Explor. Mer, 180:148-183.
- MITTLESTAEDT E., 1982. Large scale circulation along the coasts of Northwest Africa. Rapp. P.V. Reun. Cons. Int. Explor. Mer, 180:50-57.
- MORRIS, M.J., GUST, G. and TORRES, J.J., 1985. Propulsion efficiency and cost of transport of copepods : a hydro-mechanical model of crustacean swimming. Mar. Biol., 86:283-295.
- OMORI M., 1974. The biology of the pelagic shrimp in the ocean. Adv. Mar. Biol., 12:233-324.
- ORLOCI L., 1978. Multivariate analysis in vegetation research. Junk publ., La Hague, 451 p.
- ORTNER, P.B., HILL, L.C. and EDGERTON, H.E., 1984. In situ silhouette photography of Gulf Stream Zooplankton. Deep Sea Res., 28:1569-1576.
- ORTNER, P.B., WIEBE, P.H. and COX, J.L., 1980. Reply to "Do oceanic zooplankton aggregate at, or near, the deep chlorophyll maximum?". J. Mar. Res., 39(2):357-359.
- PACKARD T.T., 1979. The estimation of the oxygen utilization rate in seawater from the activity of the respiratory electron transport system in plankton. PHD Thes. Univ. Wash. Seattle, 210 pp.
- PEARRE S.J.R., 1973. Vertical migration and feeding in Sagitta elegans Verrill. Ecology, 54:300-314.
- PETERSON W.T., 1985. Abundance, Age, structure and in situ egg production rates of the copepod Temora longicornis in Long Island sound, New York. Bull. Mar. Sci., 37(2):726-738.
- PETERSON, W.T., MILLER, C.B. and HUTCHINSON, A., 1979. Zonation and maintenance of copepod populations in the Oregon upwelling zone. Deep Sea Research, 26:467-494.

- PETIT, D. et COURTIÉS, J., 1976. Calanoides carinatus (copépo-
de pélagique) sur le plateau continental congolais. I-
Aperçu sur la répartition bathymétrique, géographique et
biométrique des stades ; générations durant la saison
froide 1974 . Cah. ORSTOM, Sér. Océanogr., 14:177-199.
- PIANKA E.R., 1970. On "r" and "k" selection. Am. Nat., 104:592-
597.
- PILLSBURY, R.D., BOTTERO, R.E., STILL, R.E. and GILBERT, W.E.,
1974. A compilation of observations from moored current
meters, VII Oregon continental shelf, July-August, 1973.
IDOE Data Report 58, 74(7): 87 pp.
- PRIEUR, L., BETHOUX, J.P., ALBUISSON, M., WALD, L. and MONGET,
J.M., 1981. A comparison between infra-red images and sea
truth measurements. In "Oceanography from space" (J.F.
GOWER Ed.) PLENUM PRESS, 13:159-167.
- RAZOULS, C. et RAZOULS, S., 1983. Données préliminaires sur la
répartition des biomasses du mésozooplancton. In "Remon-
tées d'eaux sur les côtes atlantiques du Portugal". Rés.
Camp. Mer, Publ. CNEOXO, 25:106-112.
- RICE A.L., 1967. The orientation of the pressure responses of
some marine crustacea. Proc. Symp. Crustacea, Ser. 2,
Mar. Biol. Assoc. India , 111:1124-1134.
- RINGELBERG J., 1980. Introductory Remarks : Causal and Teleo-
logical aspects of Vertical Migration. In "Evolution and
Ecology of zooplankton Communities" (W.C. KERFOOT Ed.),
University Press, London, 65-68.
- ROE H.S.J., 1972. The vertical distributions and diurnal mi-
gration of calanoid copepods collected on the Sond
Cruise, 1965. The total population and general discus-
sion. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 52:277-314.
- SAMAIN J.F., 1985. Une nouvelle approche de l'écosystème péla-
gique. Les enzymes digestives amylase et trypsine du zoo-
plankton. De la nutrition à la production secondaire.
Thes. doct. es Sci. UBO, 300 pp.
- SAMEOTO D.D., 1985. Environmental factors influencing diurnal
distribution of zooplankton and ichthyoplankton. J.
Plank. Res., 6(5):767-792.
- SASTRY A.N., 1983. Pelagic Larval Ecology and Development. In
"The Biology of crustacea" (F.J. WERNBERG et W.B.
WERNBERG Eds), Academic Press, New York, 7:213-280.
- SHELTEMA, R.S. and WILLIAMS, I.P., 1983. Long distance dis-
persal of planktonic larvae and the biogeography and evo-
lution of some polynesian and western Pacific Mollusks.
Bull. Mar. Sci., 33(3):545-565.

- SCOTTO DI CARLO, B., IANORA, A., FRESI, E. and HURE, J., 1984. Vertical zonation patterns for Mediterranean copepods from the surface to 3 000 m at a fixed station in the Tyrrhennian Sea. *J. Plank. Res.*, 6(6):1031-1056.
- SINCLAIR M., 1987. Marine populations. An essay on Population Regulation and Speciation in the Oceans (sous presse).
- SINGARAJAH, K.V.; MOYSE, J. and KNIGHT-JONES, E.W., 1967. The effect of feeding upon the phototactic behavior of cirripede nauplii. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 1:144-153.
- STAVN R.H., 1971. The horizontal-vertical distribution hypothesis : Langmuir circulations and Daphnia distributions. *Limnol. Oceanogr.*, 16:453-466.
- STEARNS, D.E. and FORWARD Jnr R.B., 1984a. Photosensitivity of the calanoid copepod Acartia tonsa. *Mar. Biol.*, 82:85-89.
- STEARNS, D.E. and FORWARD Jnr R.B., 1984b. Copepod photobehavior in a simulated natural light environment and its relation to nocturnal vertical migration. *Mar. Biol.*, 82:91-100.
- STEELE J.H., 1978. Some comments on plankton patches. In "Spatial pattern in Plankton communities" (J.H. STEELE Ed), PLENUM PRESS, N.Y., 470 pp.
- STOMMEL H., 1949. Trajectory of small bodies sinking slowly through convection cells. *J. Mar. Res.*, 8:24-29.
- SULKIN S.D., 1975. Influence of light in the deep regulation of crab larvae. *Biol. Bull.*, 148:333-343.
- TANDE K.S., 1982. Ecological investigations on the zooplankton community of Balsfjorden, Northern Norway : generation cycles and variations in body weight and body content of Carbon and nitrogen related to overwintering and reproduction in the copepod Calanus finmarchicus (Gunnerus). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 62:129-142.
- TANDE, K.S. and BAMSTEDT, U., 1985. Grazing rates of the copepods Calanus glacialis and C. finmarchicus in arctic waters of the Barents. Sea. *Mar. Biol.*, 87(3):251-258.
- TANDE, K.S. and SLAGSTAD, D., 1982. Ecological investigation of the zooplankton community of Balsfjorden, Northern Norway. Seasonal and short time variations in enzyme activity in Copepodite stage V and VI males and females of Calanus finmarchicus (Gunnerus). *Sarsia*, 67:63-68.
- THEVENOT A., 1983. Temperatures, salinité et chlorophylle de surface (mesures en continu). In "Remontées d'eaux des côtes atlantiques du Portugal". Publ. CNEXO, Rés. Camp. Mer, 25:43-48.

- THORSON G., 1950. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biol. Rev.*, 25:1-45.
- TONOLLI V., 1949. Struttura spaziale del popolamento mesoplanctonico; Eterogeneità della densità dei popolamenti orizzontale e sua variazione in funzione della quota. *Mem. Inst. Ital. Idrobiol.*, 10:125-152.
- TREGOUBOFF, G. et ROSE, M., 1957. Manuel de planctonologie méditerranéenne. CNRS, Paris : 559 pp.
- TRINAST E.M., 1975. Tidal currents and *Acartia* distribution in New-port Bay, California. *Estuarine Coastal Mar. Sci.*, 3:165-176.
- UYE S., 1985. Resting egg production as a life history strategy of marine planktonic copepods. *Bull. Mar. Sci.*, 37(2):440-449.
- VAN VORMHOUD, A., 1980. Adaptation des activités enzymatiques de leur cycle et de leur contrôle aux facteurs du milieu chez *Palaemon serratus* (Crustacea Decapoda, Natancia). *Thes. Univ. Aix-marseille II* , 351 pp.
- VIDAL J., 1980a. Physioecology of zooplankton. I-Effects of phytoplankton concentration, temperature and body size on the growth rate of *Calanus pacificus* and *Pseudocalanus sp.* *Mar. Biol.*, 56(2):111-134.
- VIDAL J., 1980b. Physioecology of zooplankton. II-Effects of phytoplankton concentration, temperature and body size on the development and molting rates of *Calanus pacificus* and *Pseudocalanus sp.* *Mar. Biol.*, 56(2):135-146.
- VIDAL J., 1980c. Physioecology of zooplankton. III-Effects of phytoplankton concentration, Temperature and Body size on the Metabolic rate of *Calanus pacificus*. *Mar. Biol.*, 56(3):195-202.
- VIDAL J., 1980d. Physioecology of zooplankton. IV- Effects of phytoplankton concentration, Temperature and body size on the Net production efficiency of *Calanus pacificus*. *Mar. Biol.*, 56(3):203-212.
- VINOGRADOV M.E., 1968. Vertical distribution of the oceanic zooplankton. Nauka publications. traduction française, Israel Program for Scientific translation, Jerusalem, 1970, 339 pp.
- VIVES F., 1963. Sur les copépodes pélagiques (Calanoida) de Méditerranée occidentale. *Rapp. Comm. Int. Mer Médit.*, 17(2):175-292.
- VIVES F., 1966. Zooplankton nerítico de las Aguas de Castellon (Mediterranée occidentale). *Invest. Pesq.*, 30:49-166.

- VIVES F., 1970. Distribucion y migracion vertical de los copepodos planctonicos (Calanoida) del S.O. de Portugal. Invest. Pesq., 34(2):529-564.
- VIVES F., 1972. Los copepodos del S.W. de Portugal en junio y julio de 1967. Invest. Pesq., 36(2):201-240.
- VUCETIC T., 1966. On the biology of Calanus helgolandicus (Claus) from the Veliko jezero I. Mjlet. Acta Adriatica, 6(11):91 pp.
- VUCETIC T., 1967. Zooplankton investigations in the sea water lakes "Malo jezero" and "Veliko jezero" on the Island of Mjlet (1952-1954). Acta Adriatica, 6(4):51 pp.
- WEIKERT H., 1984. Zooplankton distribution and hydrography in the Mauritanian upwelling region off northwestern Africa, with special reference to the Calanoid copepods. Meeresforsch., 30:155-171.
- WIEBE P.H., 1970. Small-scale spatial distribution in oceanic zooplankton. Limnol. Oceanogr., 15(2):205-217.
- WIEBE, P.H., HULBURT, E.M., CARPENTER, E.J., JAHN, A.E., KNAPP, G.P., STEVEN, S.H., ORTNER, P.B. and COX, J.L., 1976. Gulf stream cold core rings : large scale interaction sites for open ocean plankton communities. Deep Sea Res., 23:695-710.
- WILLIAMS R., 1985. Vertical distribution of Calanus finmarchicus and C. Helgolandicus in relation to the development of the seasonal thermocline in the Celtic Sea. Mar. Biol., 86:145-149.
- WILLIAMS, R. and CONWAY, D.V.P., 1984. Vertical distribution, and seasonal and diurnal migration of Calanus helgolandicus in the Celtic Sea. Mar. Biol., 79:63-73.
- WROBLEWSKI J.S., 1977. A model of phytoplankton plume formation during variable Oregon upwelling. J. Mar. Res., 35:357-394.
- WROBLEWSKI J.S., 1980. A simulation of the distribution of Acartia clausi during Oregon upwelling, August 1973. J. Plank. Res., 2(1):43-68.
- WROBLEWSKI J.S., 1982. Interaction of currents and vertical migration in maintaining Calanus marshallae in the Oregon upwelling zone - a simulation. Deep Sea Res., 29:665-686.